Aus dem anatomischen Institut der Universität Marburg a. L.

Über Zellbewegungen und Zelldegenerationen bei der Gastrulation von Triton cristatus.

I. Teil:

Untersuchung isolierter lebender Embryonalzellen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde in der Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

der

Hohen Medizinischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Walther Vogt

Assistent am anatomischen Institut in Marburg.

Mit 15 Figurenreihen auf Tafel I—IV.

Marburg.

1913.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Marburg a. L.

Über Zellbewegungen und Zelldegenerationen bei der Gastrulation von Triton cristatus.

I. Teil:

Untersuchung isolierter lebender Embryonalzellen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde in der Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

der

Hohen Medizinischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Walther Vogt

assistent am anatomischen institut in marburg.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 15 Figurenreihen auf Tafel I—IV.

Marburg.

1913.

Angenommen von der Medizinischen Fakultät in Marburg am 8. VIII. 1912.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Referent: Herr Geheimrat Prof. Dr. **Gasser.**

Sonderabdruck aus: Anatomische Hefte, Bd. 48, H. 144. Wiesbaden 1913.

MEINEN ELTERN!

Inhalt.

Seite

Einleitung 5
Literarische Einführung 7
I. Teil: Untersuchung isolierter lebender Embryonalzellen 14
1. Zellenbewegungen in indifferenten Medien 14
Beobachtungen von Remak, Roux, His 14
Eigene Untersuchungen 18
Zusammenfassung über die Protoplasmabewegungen 32
2. Beeinflussung der Zellen durch äussere Faktoren 37
Salzgehalt des Medium 38
Eiweissgehalt des Medium 42
Einfluss der Temperatur. — Äthernarkose 44
Dauer der Zellbewegungen 46
3. Absterbeerscheinungen 47
Plasmaabschnürungen 47
4. Restitutionserscheinungen 54
5. Amöboide Bewegung und Cytotropismus 56
Literaturverzeichnis 61
Figurenerklärung 63

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden angeregt durch den Befund eigentümlicher Zelldegenerationen an jungen Embryonen von Triton cristatus, über die ich in einer vorläufigen Mitteilung 1909 berichtet habe. Ich beschrieb damals das Verhalten eines Zellbezirkes am Boden der Furchungshöhle, der vom Beginn der Gastrulation an Zerfallserscheinungen an Kernen und Protoplasma zeigt, der entsprechend der Urdarmbildung Lageveränderungen während des fortschreitenden Zerfalls erleidet, um sich schliesslich bei Streckung des Embryo ganz zu verlieren. Wegen des regelmässigen Auftretens der Degenerationen an bestimmter Stelle und zu bestimmtem Zeitpunkt der Entwicklung fasste ich diesen Vorgang auf als zugehörig zur normalen Entwicklung und als physiologisch bedeutsam durch Nutzbarmachung des in den degenerierenden Zellen aufgestapelten Dotters zugunsten anderer an Dotter bereits verarmter Zellen. Demgegenüber fand ich andere Degenerationen in zeitlich und örtlich sehr wechselnder Weise bei der Bildung verschiedener Abschnitte des Centralnervensystems, die ich nach ihrem Verhalten als Abfälle der Entwicklung ohne besondere aktive physiologische Bedeutung betrachten musste. Mithin stellte ich diese späteren wechselnd auftretenden Degenerationen in Gegensatz zu den als Entwicklungsfaktor gekennzeichneten Zerfallsvorgängen bei der Gastrulation. Wieweit diese Auffassung von ihrer physiologischen Bedeutung gerechtfertigt ist, wird später zu erörtern sein; die

Gegensätzlichkeit der beiden Degenerationsgruppen hat sich mir jedenfalls im weiteren Verlauf der Untersuchung noch mehr bewiesen.

Denn im Gegensatz zu den meist scharf abgegrenzten, oft sogar ganz aus dem normalen Verbande ausgestossenen degenerierenden Zellen des Centralnervensystems zeigten sich in den Schnittserien der Gastrulastadien zuweilen eigentümliche cytologische Beziehungen der Degenerationen zu dem anliegenden und sie enthaltenden Zellbezirk; das sind also die oberen Dotterzellen, die Zellen, die den Boden der Furchungshöhle bilden und mit den degenerierten Zellen zusammen bei der Gastrulation eine weitgehende Verlagerung erfahren. Und zwar fand ich Beziehungen gerade zu solchen Zellen, die durch ihre auffallende Gestalt unmittelbar den Anschein erweckten, dass sie an diesen Verlagerungsvorgängen des Dotterkomplexes einen aktiven Anteil haben müssten, so dass ich in ihnen ein ätiologisches Moment für das Zustandekommen der Degenerationen vermutete.

Deswegen wandte ich weiterhin den Zellbewegungen bei der Gastrulation meine grösste Aufmerksamkeit zu und liess die früher geäusserte Absicht fallen, auf vergleichendem Wege näheren Aufschluss über das Wesen der Degenerationsvorgänge zu suchen. Obgleich nun, wie sich zeigen wird, nur ein geringer Teil der Zellbewegungen zu den Degenerationen Beziehungen ergeben hat, und auch nur ein Teil der Degenerationen zu den Bewegungserscheinungen, so habe ich doch die beiden Vorgänge zu gemeinsamer Abhandlung vereinigt, weil sie in cytologischen Fragen einander ergänzende Tatsachen liefern, und vor allem, weil sie zum Schluss in der Frage nach ihrer Bedeutung im Gastrulationsprozess gemäss ihrem gleichzeitigen Geschehen auch gemeinsame Beurteilung fordern.

Literarische Einführung.

Die Annahme eines Anteiles aktiver Zellbewegungen an der Embryobildung ist schon früh in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur zu finden. Verschiedene Vorgänge der Ontogenese dürften ohne die Annahme aktiver Zellwanderungen kaum vorstellbar sein, so die Verlagerung von nicht zusammenhängenden, lockeren Zellbezirken und ihre Gruppierung zu geordneten Organanlagen, Vorgänge, die also besonders das Mesoderm und die aus ihm entstehenden Organe betreffen; hierzu kommt, dass sowohl die Analogie mit dem erwachsenen Organismus wie auch die Kenntnis der Einzelligen die Vorstellung solcher aktiver Zellwanderungen gar nicht absonderlich erscheinen lässt; aus alledem mag es sich herschreiben, dass solche Bewegungsvorgänge als Entwicklungsfaktor viel häufiger stillschweigend angenommen als diskutiert worden sind, ja dass die Möglichkeit ihrer Existenz wohl nirgend geleugnet wird; freilich bestehen über die Ausdehnung ihres Vorkommens und die Grösse ihres Anteiles an der Ontogenese viele Widersprüche.

Bei Wirbellosen gibt es zahlreiche Beispiele amöboid wandernder Embryonalzellen, ich erwähne nur Driesch's (96) Beobachtungen an Seeigeleiern: durch Schütteln losgelöste und in der Blastula verstreute Mesenchymzellen wandern bald an ihre normalen Stellen zurück, so dass ungestörte Weiterentwicklung stattfindet.

Dass aktive Zellbewegungen ganz allgemein auch in der Wirbeltierontogenese einen wichtigen formbildenden Faktor darstellen, hat besonders W. His (94) auf Grund älterer und eigener Beobachtungen wiederholt hervorgehoben: er beschreibt z. B. die Einreihung tiefer gelegener Zellen in die Epiblastschicht der Hühnchenkeimscheibe unter Vortreiben von Fort-

sätzen in die Zellzwischenräume der Epithelplatte, wobei die sich eindrängenden Zellen Keil- und Flaschenform annehmen: „Die Einwanderung tieferer Zellen in überliegende Schichten unter Überwindung von unzweifelhaft vorhandenen Widerständen ist ein höchst bemerkenswerter Vorgang von weit verbreitetem Vorkommen."

Für den Entwicklungsvorgang, der uns beschäftigen soll, die Gastrulation, ist der Anteil aktiver Zellbewegungen schon 1881 von J. P. Nuel als wesentlicher Faktor erkannt worden. Sein Untersuchungsobjekt, Petromyzon Planeri, hat hier ganz besonderes Interesse, weil Petrom. in den ersten Entwicklungsstadien den Amphibien und gerade den Tritonen ausserordentlich nahesteht; Nuel folgert zunächst aus gewissen Vorgängen während und nach der Befruchtung, dass das Eiplasma kontraktil sei; er scheint dann diese Eigenschaft auf die jungen Embryonalzellen zu übertragen und vermutet sogar amöboide Pseudopodienbildung: „Vermöge ihrer Kontraktilität strecken sich die oberflächlichen Hypoblastzellen in die Länge und steigen in den Raum der Furchungshöhle empor. Nachdem sie sich an dem Epiblast-Gewölbe angeklammert haben, bilden sie einen Stützpunkt für die nach ihnen emporsteigenden Zellen." „Die spindelförmigen Verlängerungen der Zellen könnten Pseudopodien sein, von den Zellelementen ausgesandte Arme, durch welche die Protoplasmamasse ausfliessen und den Ort verändern könnte." — „Die Hypoblastzellen, die dem Dach zustreben, scheinen Anstrengungen zu machen, um länger zu werden und sich an die Epiblastwölbung anheften zu können."

So ausgeprägte Anschauungen über die Bewegungstätigkeit der Furchungszellen finden sich in der älteren Amphibienliteratur an keiner Stelle. Zwar ist in den klassischen Arbeiten von Götte (75), O. Schultze (87), O. Hertwig (92) u. a. Untersuchern der Keimblattbildung [1]) eine Entstehungsweise des

[1]) Ausführliche Literatur s. besonders bei Seemann (07).

Entoblasten beschrieben worden, die aktive Zellwanderungen unmittelbar vermuten lässt, doch haben diese Autoren zumeist andere Faktoren für die Zellverlagerungen verantwortlich gemacht, so vor allem den „Wachstumsdruck" (zuerst Götte).

Erst A. Gurwitsch (96) hat bei der Amphibiengastrulation die Zellbewegungen in ähnlicher Weise aufgefasst, wie Nuel bei Petromyzon. Durch das Studium von experimentell missbildeten Gastrulastadien, die er besonders unter der Einwirkung von Lithiumchlorid erhielt, wurde er zu der Annahme gebracht, „dass die Gastrulation bei den Amphibien auf ein aktives Wandern einer Zellgruppe gegen die Blastulahöhle zurückzuführen sei". Und zwar sind es die „aktiven Dotterzellen", d. h. die am Boden der Furchungshöhle befindlichen Dotterzellagen, die diese aktive Wanderung ausführen, dabei den unter der Randzone gelegenen Dotterzellbezirk sekundär nach innen ziehen und dadurch die Urdarmbildung bewirken, so dass diese hiernach weder durch Delamination, noch durch selbständige Einstülpung, am wenigsten aber durch Epibolie zustande kommen soll. Auf Nuels Angaben und auf die Befunde Gurwitsch', die seiner Anschauung zugrunde liegen, habe ich im II. Teil noch näher einzugehen; als morphologischen Ausdruck der angenommenen Bewegungen gibt auch er nur Merkmale der fixierten Zellen an, nämlich „die typische Form und Anordnung der Zellen des aktiven Entoblastes, die sämtlich spindelförmig sind, und in Reihen geordnet, von der Einstülpungsstelle polarwärts ausstrahlen" (Figg. 23—25).

Zu der gleichen Annahme aktiver Einwanderung der Entodermzellen kommt L. Rhumbler (02, Arch. E.-M.) auf Grund allgemein-mechanischer Erwägungen über vergleichend nebeneinander gestellte Gastrulationsformen aller Tierklassen. Danach ist „die erste Vorbedingung für das Zustandekommen der Einstülpung die, dass die entodermalen Blastodermzellen einzuwandern vermögen, denn ohne dieses aktive Einwandern-

können vermögen die übrigen Faktoren — nichts, was zur Bildung einer Gastrula führen könnte". Die bei dieser Einwanderung hauptsächlich sich betätigenden Zellen sollen sein, auch am Amphibienembryo, die aussen gelegenen Zellen, an denen sich die erste Andeutung der Einstülpung zeigt (vgl. dagegen Gurwitsch l. c.). Rhumbler sucht die angenommene Einwanderung weiterhin mechanisch zu erklären mit der Veränderung der Oberflächenspannung der einwandernden Entodermzellen infolge von Substanzaufnahme aus der Furchungshöhle und Stoffaustausch von Zelle zu Zelle.

An anderer Stelle (02, Ztschr. f. a. Ph.) hat Rhumbler über das Zustandekommen der flaschenförmigen Zellen am Urmund, über die Pigmentverteilung in ihnen, sowie über verschiedene Eigenschaften des Protoplasma der Embryonalzellen von Rana und Triton (taeniatus) ausführliche Angaben gemacht: er zieht hier bei Analyse der amöboiden Bewegungen der Rhizopoden wiederholt Beobachtungen an Tritonblastomeren zum Vergleich heran, ohne freilich über deren Bewegungserscheinungen Besonderes mitzuteilen; doch bietet seine umfassende Darstellung und Erklärung der Rhizopodenbewegungen ein treffliches Vergleichsmaterial für unsere Untersuchungen (s. später, S. 33 u. ff., vgl. auch Rhumbler [98]).

Noch höher als die genannten Forscher schätzt Morgan (05) den Anteil ein, der den aktiven Bewegungen und Gestaltänderungen der Embryonalzellen an den ersten Entwicklungsvorgängen zukommt, auf Grund einer langen Serie experimenteller Arbeiten am Frosch: die ganze Urdarmbildung, also „das Auftreten des Blastoporus", „die Ausdehnung des Urdarmes im Dotter nach vorn", die Bildung der seitlichen Urdarmwände, führt er zurück auf eine Bewegung vornehmlich der Oberflächenzellen der unteren Hemisphäre. „Die Mechanik der Materialabwärtsbewegung findet ihre Erklärung in der Fähigkeit der Dotterzellen zur Gestaltänderung, die ganze Bewegung des

Furchungshöhlenbodens lässt sich so erklären. Die Veränderung ist speziell bemerkenswert an der Blastoporuseinstülpung. Die kompensatorische Abwärtsbewegung der Aussenzellen kann durch passives Wiederordnen ihrerseits bedingt sein. — Die Fähigkeit der Zellindividuen zur Gestaltänderung beruht auf ihrer Kontraktilität, die ohne Zweifel einem Reiz gehorcht" etc. Also in der Einzelzelle selbst liegt mit der Kontraktilität die Ursache der Bewegung und damit die Ursache der ersten Formbildung überhaupt.

Von den letztgenannten Forschern (Gurwitsch, Rhumbler, Morgan) grundsätzlich verschiedene Anschauungen entwickelt Seemann (07), bei dem Versuch, die ersten Gestaltungen von Alytes auf einheitliche Ursachen zurückzuführen: Seemann hat zwar „schwerfällige amöboide Bewegung" an Alytes-Makromeren beobachtet, er beschreibt auch eingehend die „keulenförmigen Zellen des Blastoporusgrundes" und sieht in ihrer Form mit Morgan „den morphologischen Ausdruck einer Bewegungserscheinung innerhalb dieser Zellmasse"; er vertritt auch für die Entstehung des Dotterentoblastes die Anschauung, dass dieser schon vor — also einigermassen unabhängig von der Blastoporuseinstülpung, durch selbständige Emporschiebung von Zellen des Furchungshöhlenbodens oder der Randzone entlang den Wänden der Furchungshöhle, seine Bildung einleite (entgegen Brachet [02], der hier Delamination innerhalb der Randzone annimmt), — trotzdem aber sieht er in den beiden Fällen nur „Bewegungen der Zellmasse in toto", bewirkt durch den „Wachstumsdruck des sich verdünnenden und sich ausbreitenden Ectoblasten", und hält „aktive Wanderung der einzelnen Furchungskugeln für unwahrscheinlich". Zu seinem ablehnenden Standpunkt kommt Seemann also in dem Suchen nach möglichst einfachen Faktoren für die Vorgänge der Entoblast- und Urdarmbildung, die er mit der Annahme bloss passiver Schiebungen, bewirkt durch

ungleiches Wachstum der verschiedenen Eiabschnitte und dadurch entstehende Druckdifferenzen, für erklärbar hält.

Es wird aus all diesem klar, wie sehr die Beurteilung des Anteils aktiver Zellbewegungen an der Gastrulation verknüpft ist mit allen wesentlichen Fragen der Gastrulation überhaupt, wie diese Beurteilung abhängig ist von den Vorstellungen über die anderen Faktoren der Keimblattbildung, wie weit man nämlich Delamination, Invagination, Epibolie entweder allgemein oder nur für das spezielle vorliegende Objekt als ausschlaggebende Faktoren zu betrachten geneigt ist. Es werden zweckmässig am Schlusse der Abhandlung diese Fragen gemeinsam zu erörtern sein, und es wird sich dort Gelegenheit bieten, auch auf die Arbeiten über Amphibiengastrulation einzugehen, die sich mit der besonderen Frage der Zellbewegungen nicht näher beschäftigen.

Eine methodisch wichtige Ergänzung zu den bisher genannten Autoren, die ihre Anschauungen vornehmlich auf das Studium von Schnittserien der fixierten, teils normalen, teils experimentell veränderten Embryonen gründeten, bilden einerseits die alten Untersuchungen von Remak (51) und spätere von Roux (94, 96) und His (99), andererseits Arbeiten von Kopsch (95); diese Autoren suchten durch Beobachtung der Zellbewegungen am lebenden Objekt Aufklärung über die ersetn Entwicklungsvorgänge zu gewinnen. So hat Kopsch in origineller Weise durch fortlaufende Photographien die äusserlich bei der Gastrulation statthabenden Zellbewegungen deutlich gemacht und dabei ein kräftiges Einströmen der Dotterzellen unter die dorsale Lippe in den Urmund hinein und ein bedeutend langsameres ständiges Umschlagen von Mikromeren um die dorsale Lippe feststellen können. Die Frage, ob es sich dabei um aktive Zellbewegungen oder passives Eindrängen handelt, konnte Kopsch mit dieser Methode natürlich nicht entscheiden. Während er so die Bewegungen der

geschlossenen Zellmassen aufzufinden suchte, haben dagegen Roux und His die Lebenserscheinungen der Einzelzellen studiert mit einer Methode, die bereits einem der ältesten Embryologen, Remak, wichtige Resultate geliefert hatte, nämlich durch Beobachtung isolierter Furchungszellen in „indifferentem" Medium. (Die Befunde dieser Autoren werden uns im 1. Abschnitt eingehend beschäftigen.)

Es ist klar, dass nur eine sorgfältige Kenntnis der Bewegungsmöglichkeiten und der Bewegungsformen der einzelnen Zellen die geeignete Grundlage abgeben kann zur Feststellung des Anteils aktiver Zellbewegungen an den Vorgängen der Gastrulation.

Nachdem wir also es zu unserer Aufgabe gemacht haben, diesen Anteil der Zellbewegungen für die Gastrulation von Triton cristatus festzustellen, liegt es uns zunächst ob, die Erscheinungen solcher Bewegungen am lebenden Objekt, also an isolierten lebenden Zellen der betreffenden Stadien aufzusuchen und mit den Angaben von Remak, Roux und His zu vergleichen. Dann aber sind aus den gewonnenen Beobachtungen die möglicherweise durch äussere der Ontogenese fremde Faktoren verursachten Vorgänge auszuschalten, um die der Ontogenese zugehörigen vitalen Vorgänge rein zu gewinnen. Es ist also besonders der Einfluss des Medium zu untersuchen, der von den genannten Autoren ganz verschieden bewertet wird. Wenn es schliesslich sich feststellen lässt, wie weit die in den Schnittserien angewandten Fixiermittel das Bild der gefundenen Bewegungsformen zu erhalten oder zu verändern vermögen, so ist die Grundlage gewonnen zur Beurteilung der Schnittserien; denn dann wird es erlaubt sein, aus morphologischen Eigentümlichkeiten der im normalen Verbande fixierten Zellen auf ihre Bewegungen während des Gastrulationsprozesses zu schliessen. Im gleichen Sinne werden sich in

Zerfallserscheinungen lebend beobachteter Zellen Beziehungen finden lassen zu den bei der Gastrulation vorkommenden Degenerationen.

I. Teil.
Untersuchung isolierter lebender Embryonalzellen.

1. Die Zellbewegungen in indifferenten Medien.

Beobachtungen von Remak, Roux, His.

Zur Einführung in das Studium der lebenden Zellen sei das Wesentliche der Beobachtungen vorausgeschickt, die Remak, Roux und His an isolierten Furchungszellen gemacht haben.

Remak richtet sein Augenmerk ganz vornehmlich auf die „Eizellen-Membran" und die der Furchungszellen; denn entsprechend der damaligen Unkenntnis über die Vorgänge in den Kernen der sich vermehrenden Embryonalzellen wird seine Untersuchung noch von einem eigentümlichen Leitgedanken getragen, nämlich „dass es sich bei der Furchung um eine fortschreitende Erweiterung der Eizellenmembran mittelst Scheidewände handelt, welche sich voneinander abschnüren, so zwar, dass die Membranen sämtlicher aus der Furchung hervorgehender Zellen als Abschnitte jener erweiterten Membran sich darstellen". Diese Anschauung führt ihn dazu, in der „Zellmembran" eigentümliche Fähigkeiten aufzusuchen, die ihr die angedeutete Vorherrschaft in der Entwicklung sichern könnten. Hiernach überrascht einigermassen die Verwertung seiner Beobachtungen. Er findet bei Untersuchung der kleinsten in 20%ige Zuckerlösung eingelegten Furchungszellen zunächst eine umkleidende „glatte, dünne, homogene, das Licht stark

brechende Membran". „Bei fortgesetztem Zusatz von Wasser blähen sich die Membranen allmählich auf, ohne dass der körnige Inhalt folgt, vielmehr seine Gestalt bewahrt, wenn er sich auch nicht von einer scharfen Linie begrenzt zeigt. Nach einiger Zeit stürzt plötzlich, wie aus einem Riss ein Teil des Protoplasma, und zwar häufig bloss die feinsten Körnchen, in den aufgeblähten Teil der Zellmembran und zeigt in demselben lebhafte Molekularbewegung. Bei längerer Einwirkung des Wassers können auch die grösseren Körner und Tafeln nachstürzen und jenen Raum erfüllen, wenn nicht nunmehr auch die Zellmembran platzt und die Zelle somit zerstört wird" (aufgefasst als Ausdruck einer besonderen membranösen Begrenzung des Protoplasma). Weiter findet er an fixierten, durch Präparation isolierten Furchungszellen „gar nicht selten zierliche wasserhelle runde Bläschen, die sich leicht ablösen lassen. Sie sind hohl, von Flüssigkeit erfüllt — nichts anderes als hohle von den Winkeln der Zellen ausgehende Fortsätze der Zellmembranen —"; ferner „an den erhärteten kleinsten Furchungszellen nicht selten, soweit sie namentlich die Furchungshöhle begrenzen, einseitige breite hohle Fortsätze, in welche das Protoplasma nicht hineinragt", schliesslich noch „an den äusseren Furchungszellen der letzten Stufen — lange fädige Ausläufer der Zellwinkel, welche, von den Membranen ausgehend, entsprechende Lücken zwischen benachbarten Zellen ausfüllen, wobei sie zuweilen ähnlichen Ausläufern entfernter Zellen entgegenkommen". Trotz dieser mannigfachen, durch Abbildungen gestützten Beobachtungen über Fortsatzbildung der Membranen, scheut sich Remak, den Ausdruck vitaler Betätigung in ihnen zu suchen. Vielmehr ist er „keineswegs geneigt zu behaupten, dass alle diese teils hohlen, teils soliden Ausläufer der Zellmembran schon während des Lebens vorhanden seien. Die Belegung der Innenfläche der hohlen Ausläufer mit Körnern und Täfelchen spricht sogar geradezu für

eine enge Berührung der Membran mit dem Protoplasma. Allein die Leichtigkeit, mit der während des Absterbens die Ausläufer sich bilden und in blasiger Gestalt erstarren, bestätigt offenbar die Präformation einer selbständigen Umhüllung während des Lebens —". So lehnt er in vorsichtiger Zurückhaltung die Beziehung zu seinem Leitsatz selbst ab; er vermutet nur „eine grosse Neigung zu plötzlichen oder rasch erfolgenden, molekularen Veränderungen". — „Dennoch darf jene molekulare Beweglichkeit der Membran nicht als ein Ausdruck der Eigenschaften betrachtet werden, durch welche die Einfurchung zustande kommt."

Diese höchst bemerkenswerten, wenn auch unerklärten Beobachtungen Remaks habe ich nirgends fortgeführt gefunden, auch Roux, der auf ähnliche Weise, freilich mit anderem Ziele, isolierte Furchungszellen von Rana fusca untersuchte, erwähnt nichts von Remaks Angaben.

Roux hat sich ganz vorwiegend mit den Erscheinungen von Zell-Näherungen und Zell-Umlagerungen beschäftigt, die im allgemeinen unabhängig von sichtbarer Plasmabewegung stattfanden, Vorgänge, die er als „Cytotropismus", „Cytarme", „Cytochorismus" und „Cytolisthesis" bezeichnete. Daneben hat er den Fortsatzbildungen und Bewegungen des Protoplasma nur einige Bemerkungen gewidmet.

Er untersuchte Furchungszellen in $^1/_2\,^0/_0$iger Kochsalzlösung, in Hühnereiweiss und in Gemischen von beiden und beobachtete an vielen Zellen amöboide Bewegung; dabei unterscheidet er zwei Formen von Fortsätzen: einmal hyaline, „paraplasmatische" Pseudopodien, die selten in Hühnereiweiss, dagegen in $^1/_2\,^0/_0$iger Kochsalzlösung fast an allen Zellen auftreten, „ziemlich rasch ihre Gestalt, Grösse und Lage wechseln", vielfach auch „bald wieder bis zur Zellrinde eingezogen werden, um früher oder später durch andere ersetzt zu werden". — „Etwa 5—7 Minuten nach der Zerreissung des Eies in der

$^1/_2$ %igen Kochsalzlösung verschwanden überhaupt die paraplasmatischen Pseudopodien an den Zellen; die Zellen rundeten sich und nahmen einen glatten Kontur an wie in Eiweiss liegende Zellen."

Die andere Form von Fortsätzen, die „protoplasmatischen aus der ganzen Substanz des Zelleibes gebildeten", finden sich vornehmlich in Hühnereiweiss als Medium, sie sind viel weniger rasch in der Bewegung; manchmal wird ein hyaliner Fortsatz zum protoplasmatischen, dann „bricht unter einem solchen Pseudopodium die Zellrinde ein und ein Strom körniger Substanz ergiesst sich in das bisher wasserklare Pseudopodium und verteilt sich allmählich in ihm. Beim Wiedereinziehen des Fortsatzes werden dann diese Körnchen auch wieder mit — und ins Innere aufgenommen, zum letzten Teil wohl der Zellrinde ein- oder zur Rinde zusammengefügt".

Über die Dauer der protoplasmatischen Bewegungen wird nichts angegeben, auch ist auf eine Kritik der Natur dieser beiden Arten von Fortsatzbildungen verzichtet; doch geht wohl aus den Angaben hervor, dass Roux die protoplasmatischen Fortsätze für vitale amöboide Bewegungen, die paraplasmatischen dagegen vielleicht für artifiziell hält, zum mindesten für abhängig vom Eiweissgehalt des Mediums. — Eine allgemeine Bedeutung für die Entwicklung schreibt er in hohem Masse nur dem Cytotropismus und den Selbstordnungen zu, die von Protoplasmabewegungen angeblich nicht abhängig sind.

Weit ausgiebigere, ganz amöbenartige Bewegungen hat His (99) an den Furchungszellen von Forellen- und Lachskeimscheiben beschrieben. Leider ist mir seine Arbeit erst nach Beendigung meiner Untersuchungen zu Gesicht gekommen, so dass ich seine vielseitigen Angaben über Plasmaverhältnisse nur nachträglich zum Vergleich heranziehen kann. Er schildert die Bewegung wie folgt: „Zeitweise ruht der (Zell-) Körper während einiger Zeit, dann treibt der hyaline Saum an einer

oder mehreren Stellen bucklige, stets von gerundeten Konturen umgebene Vorsprünge. Diese bleiben erst hyalin, dann strömen mit einem Ruck Körner in sie ein, die ganze Masse gerät in Bewegung, dann stellt sich wieder Ruhe ein und das Spiel beginnt nach einiger Zeit aufs neue." Weiter beschreibt er grosse „fingerförmige Fortsätze" an den älteren Furchungszellen, die rasch fast an allen Zellen auftreten, um bald wieder zu verschwinden. Da His in der normalen Entwickelung keinen Parallelvorgang findet, hält er letztere Bewegungsform für abnorm, bedingt durch Sauerstoffüberreizung oder durch Quellung unter Einwirkung des umgebenden Medium (His untersuchte in Dotterflüssigkeit). Auf die ausführlichen Angaben von His, besonders über das Wesen des Hyaloplasma, komme ich zurück.

Eigene Untersuchungen.

In der Untersuchungsmethode bin ich zunächst nicht wesentlich von Roux abgewichen: ich zerteilte in einer flachen Schale mit Kochsalzlösung die mit einem Scherenschnitt von der Hülle befreiten Embryonen ein wenig mit Nadeln, entnahm eine kleine Zellpartie mittelst einer kleinen Pipette und untersuchte im luftdicht abgeschlossenen hängenden Tropfen; bei Entnahme des Zellklumpens muss man vermeiden, ihn mit der Flüssigkeitsoberfläche in Berührung zu bringen, da die Zellen infolge ihrer geringen Oberflächenspannung sonst momentan auseinanderstieben und als dünnes Häutchen sich auf der Oberfläche ausbreiten — ein Beweis für den leichtflüssigen Aggregatzustand des Protoplasma der jungen Embryonalzellen (vgl. auch Rhumbler, 1902, Teil II).

Das Material bildeten Stadien von Beginn der Gastrulation bis gegen Schluss des Medullarrohres.

In den so beschickten Präparaten findet sich eine wechselnde Menge in die Suspensionsflüssigkeit übergegangener Plasmabestandteile von zerstörten Zellen, vor allem Dotter-

körner der verschiedensten Grösse, die kleinsten in lebhafter tanzender Molekularbewegung; die Zellen selbst liegen vielfach zu kleinen Gruppen oder grösseren Ballen vereinigt, besonders die kleinsten Zellen zeigen meist epithelialen Zusammenhang; hierdurch und durch ihr durchsichtigeres Aussehen, sowie ihren Gehalt an kleineren Dotterkörnern kennzeichnen sich oft deutlich die Ectoblastzellen gegenüber den grossen, mit gröbsten Dotterkörnern vollgestopften Dotterzellen (als Dotterzellen bezeichne ich mit Seemann die noch nicht an einer Keimblatt- oder Organbildung beteiligten dotterreichen Zellen). Isoliert liegen vor allem Zellen von mittlerem bis grösstem Umfang mit reichlichem Dottergehalt; bald nach Beginn der Untersuchung verändert sich freilich meist das Lageverhältnis der Zellen, indem sie immer mehr zu grösseren Gruppen zusammenrücken infolge langsamer, kaum wahrnehmbarer Näherungsbewegungen [s. Roux (94)].

Vom Zellkern sind an den grossen Zellen sehr selten, an den kleineren häufig die undeutlichen Umrisse zu sehen, wenn er durch günstige Lagerung einen hellen, vacuolenähnlichen Raum zwischen den umgebenden Dotterbestandteilen der Zelle darstellt (so in Fig. 3, d—f, 4 u. 8). Daher vermag man Formveränderungen des Kernes im allgemeinen nicht wahrzunehmen.

Um so reicher sind die Erscheinungen am Zelleib.

Die Hauptmasse des Protoplasma ist bei den grösseren Zellen der genannten Stadien von dicht gedrängten groben Dotterkörnern erfüllt, deren Lücken dichte Massen kleinerer Körnchen ausfüllen. Die kleinsten Zellen zeigen meist ein lichteres fein granuliertes Plasma mit wenig groben Dotterkörnern; dazwischen gibt es alle Übergänge der Grösse und des Dottergehaltes. Dem dichtgekörnten Dotterplasma angelagert findet sich an zahlreichen Zellen ein Saum von durchsichtigem, homogenem, körnchenfreiem Hyaloplasma, bei den im Zellverbande liegenden gewöhnlich am freien Rande (Fig. 4), bei

den isolierten in der Regel sichelförmig an einer Seite (Fig. 2 k, 3 f), niemals umgibt der hyaline Saum die ganze Zelle. Die kleinen Ectoblastzellen zeigen diesen Saum ganz regelmässig und am stärksten ausgebildet, den grossen Dotterzellen fehlt er oft ganz; dann umgibt der glatte Zellkontur unmittelbar das dichtgekörnte Plasma, ohne dass eine doppeltkonturierte hyaline Membran sichtbar wäre; es besteht also kein rings umgebendes Ectoplasma wie bei Amöben; freilich ist auch jede hyaloplasmafreie Stelle des Zellrandes stets glatt und nicht durch die unmittelbar darunter gelegenen groben Dotterkörner unregelmässig rauh, was darauf hinweist, dass doch geringe Mengen eines die Lücken füllenden Hyaloplasmas auch an scheinbar hyaloplasmafreien Zellrändern die Grundsubstanz bilden müssen. Fehlt also im allgemeinen den grossen Dotterzellen ein Hyaloplasmasaum, so ist er doch zuweilen bei ihnen ersetzt durch eine grössere oder geringere Anzahl kleiner Buckel oder unregelmässig wellig gestalteter Fortsätze von der gleichen homogenen Beschaffenheit; (ähnlich wie an der mittelgrossen Dotterzelle der Fig. 1, a—e). Es sind dies die kleinsten Formen der von R o u x angegebenen „paraplasmatischen" Pseudopodien

Das hyaline Plasma erscheint in der Regel n i c h t scharf abgegrenzt (R e m a k) vom Dotterplasma, sondern es besteht ein Übergang: im Randteil des Zelleibes, über dem sich der hyaline Saum oder Fortsatz erhebt, ist die Körnermasse aufgelockert und geht allmählich in eine vornehmlich aus feinsten Körnern bestehende Partie über, die aber auch noch gröbste Dotterbestandteile enthalten kann (Fig. 3, 4 u. a.); feine Körnchen finden sich manchmal vereinzelt in längeren hyalinen Fortsätzen bis in das periphere Ende hinein (Fig. 5 a, 7 b, c). Die lockerer gelegenen Körnchen der Randpartie des Dotterplasma, sowie die in den hyalinen Fortsätzen zuweilen verstreuten kleinen Körnchen zeigen in der Zelle selbst lebhafteste vibrierende Molekularbewegung, die den dichtgedrängten centralen Körnermassen ab-

geht. — Eine scharfe Grenze zwischen Hyalo- und Körnerplasma wird aber zuweilen vorgetäuscht bei den erwähnten kleineren Hyaloplasmafortsätzen (Fig. 1 b, c, 5 h), und zwar durch den Zellkontur, indem dieser nur dann von der Basis eines solchen Fortsatzes unterbrochen erscheinen kann, wenn der Fortsatz genau dem optischen Äquator der Zelle entspringt, während bei geringer Schieflage die Zellgrenzlinie über oder unter dem Fortsatz sichtbar bleibt. Durch solche scheinbaren Grenzlinien können zuweilen sogar Fortsätze abgeschnürt oder als gar nicht der Zelle zugehörige Gebilde erscheinen, die sich aber bei geringen Umlagerungen doch wieder als Zellteile erweisen.

Die beschriebenen homogenen Plasmateile der Zellen sind aufs stärkste beteiligt an den reichen Bewegungserscheinungen, die man fast stets an zahlreichen Zellen des Präparates wahrnehmen kann; teils führen die hyalinen Partien scheinbar ganz selbständige, das Dotterplasma unbeteiligt lassende Bewegungen aus, teils kombinieren sich beide zu Bewegungen und Fortsatzbildungen höchst komplizierter Art.

Eine Analyse dieser Zellbewegungen sollen die Figurenreihen 1—9 ermöglichen; die Zeitdauer jeder Reihe ist in der Figuren-Erklärung angegeben, die Zeitintervalle sind innerhalb jeder einzelnen Reihe gleich gross.

Die einfachste Form der Plasmabewegung (Fig. 1 a—e) ist ein gleichmässiges Entstehen und Vergehen kleiner, abgerundeter Fortsätze, die aus körnerfreiem Hyaloplasma bestehen; sie bilden sich ganz unkoordiniert aus beliebigen Stellen des Zellrandes, beginnen als kleine Buckel, die schnell anwachsen, ab und zu einmal am Zellrande ein Stück entlang fliessen, um allmählich immer flacher zu werden und schliesslich ganz zu verschwinden. Die Dauer ihres Bestehens ist ganz wechselnd: einige schwinden so schnell als sie entstanden, in 10—20 Sekunden, andere

bleiben lange Zeit, ja manche erhalten sich, solange überhaupt Zellbewegung wahrnehmbar ist. Diese im Verhältnis zum Zellleib kleinen und an der Einzelzelle in wechselnder Anzahl auftretenden hyalinen Pseudopodien finden sich hauptsächlich an einigen grösseren Zellen der früheren Stadien, die im ganzen sehr wenig Hyaloplasma, also auch keinen hyalinen Saum besitzen.

Ist mehr Hyaloplasma vorhanden, dann können die einzelnen Buckel auch ineinander verschmelzen und längere gewellte Säume bilden, auch können aus einem grösseren neue kleinere Fortsätze hervorspriessen. Fig. 2 a—k zeigt eine mittelgrosse dotterreiche Gastrulazelle, bei der ein anfangs ruhender grösserer Hyaloplasmabuckel ausgiebige Bewegungen ohne Beteiligung des Körnerplasma ausführte.

Höchst charakteristisch ist hierbei, dass sich das Massenverhältnis von hyalinem und körnigem Plasma stets gleichbleibt; ich habe mich oft davon überzeugen können, wie mit dem Neuentstehen von Fortsätzen an einer Seite genau Schritt hält das Verschwinden solcher auf der anderen, so dass man ganz unmittelbar den Eindruck bekommt, dass das homogene Plasma durch die Zelle hindurchfliesse (s. z. B. Fig. 2 d—e, 5 f—h). Dabei bleibt aber die Körnermasse des Zelleibes meist unbeteiligt, kaum dass man einmal ganz träge Verschiebungen der Dotterkörner zueinander wahrzunehmen meint. Die Feststellung dieses gleichbleibenden Massenverhältnisses von Körner- und Hyaloplasma ist für das Ausschliessen von Quellungserscheinungen natürlich von höchster Wichtigkeit. So rein wie an der angegebenen Figurenreihe (2 a—k) ist es nicht häufig zu beobachten, weil bei den meisten Zellbewegungen das Hyaloplasma nicht, wie wir bisher sahen, für sich allein, sondern mit Beteiligung des Körnerplasma Bewegungen ausführt.

Eine solche Bewegungsform einfachster Art, bei der Hyalo- und Körnerplasma in gleicher Weise beteiligt sind, so dass eine

Gestaltveränderung der ganzen Zelle zustande kommt, zeigt die 3. Figurenreihe (Fig. 3 a—f): ein breiter hyaliner Plasmabuckel schiebt sich langsam vor, einen Teil des Zelleibes nach sich ziehend; der so entstandene Fortsatz erweitert sich allmählich und nimmt schliesslich die ganze Zelle in sich auf; der Einschnürungsring, der den Fortsatz von der Zelle abgrenzt, schiebt sich dabei über die ganze Zelle hinweg; Fig. 3 e zeigt, wie auch der Kern im Dotterplasma eingeschlossen mit demselben in den Fortsatz eingetreten ist. Eigentümlich ist dabei noch, dass der Hyaloplasmasaum dauernd bis an die Schnürfurche heranreicht, so dass der ganze Vorgang vom Hyaloplasma beherrscht erscheint. Schliesslich ruht die Zelle wieder in Kugelform mit einseitigem Hyaloplasmasaum, doch kann sich ein solcher Bewegungsvorgang viele Male an derselben Zelle periodisch wiederholen. Wenn man sich bei diesem Vorgang das Ende des Fortsatzes festliegend denkt, so resultiert aus der Gestaltveränderung eine aktive Lageveränderung der Zelle.

Lageveränderungen, die für unser Thema die allergrösste Bedeutung haben, sind zwar in jedem Präparat in ausgiebigem Masse zu beobachten, doch ist es schwierig, die Faktoren ihres Zustandekommens zu erkennen; die grösste Rolle spielen dabei Roux' Cytotropismus etc., auf deren Verhältnis zu den vorliegenden Beobachtungen ich erst am Ende des Kapitels eingehen kann. Ausser durch solche Faktoren werden Lageveränderungen oft zustande gebracht durch Ausgleich der Schwerkraft, indem ein Zellballen sich allmählich flach auszubreiten sucht; oder auch Fortsatzbildungen innerhalb des Zellhaufens oder Gestaltänderungen daselbst können andere aussen gelegene Zellen sekundär verlagern. Die übrig bleibenden wirklich aktiven Lageveränderungen, also solche, die sich deutlich durch innere Plasmaumlagerungen bedingt zeigen, sind meist recht unbedeutend, sicher stehen sie in einem Missverhältnis zu dem Umfang der Protoplasmabewegungen, welche in der überwiegen-

den Zahl der Fälle selbst bei grosser Kraft der Bewegungen die Lage der Zelle unbeeinflusst lassen. Immerhin sind aktive Ortsveränderungen an isolierten wie an Zellgruppen einwandfrei zu beobachten; freilich fand ich nicht so imposante Wanderungen, wie Roux sie andeutet: „Zellen können zu Amöben werden — mit grosser Geschwindigkeit aneinander vorbeilaufen" etc.

Die Figuren 4 a—b stellen eine Beobachtungsreihe dar, bei der eine Lageveränderung stattgefunden hat, die mir tatsächlich allein durch Plasmabewegung der oben besprochenen Art zustande gekommen zu sein scheint. Die Zellen waren entnommen einer Gastrula mit halbmondförmigem Urmund und kennzeichneten sich durch ihre mittlere Grösse, den bedeutenden Gehalt an gröbsten Dotterkörnern bei einem relativ umfangreichen Hyaloplasmasaum als zugehörig zu den Dotterzellen mittlerer Lage, waren also entweder Entoblast- oder wenigstens „aktive" Dotterzellen (Bezeichnung nach Gurwitsch l. c.). Ihre Anordnung erinnerte unmittelbar an die bei der Urdarm-Einstülpung keulenförmig sich streckenden Zellen.

Während hier der Komplex grosser Dotterzellen, dem die betreffenden Zellen α, β, γ angelegt waren, in völliger Ruhe verharrte, schob sich die Zelle α (Fig. 4 a) unter gleichmässigem Voranfliessen ihres grossen Hyaloplasmasaumes langsam in ca. $^1/_2$ Stunde um die grosse Dotterzelle δ herum, bis ihr Rand den Winkel zwischen δ und ε erreichte (Fig. 4 b); als diesen der Hyaloplasmafortsatz ausfüllte, hörte die Bewegung auf; gleichzeitig gelangte die Zelle β unter fortwährenden, gleichsam suchenden Wellenbewegungen ihres homogenen Plasmasaumes ein Stück an Zelle γ vorbei, die ruhig blieb; diese Wellenbewegung am Rande des Hyaloplasma ist ein äusserst merkwürdiges, selten zu beobachtendes Phänomen, welches hier darin sich äusserte, dass die in Fig. 4 b mit Kreuzen (++) bezeichneten Furchen langsam am Rande entlang hin und her

liefen. Es widerstrebt eine solche Erscheinung durchaus dem Gedanken, dass das Hyaloplasma einer sekundären Aufblähung der äussersten Zellmembran durch Flüssigkeitsaufnahme seine Entstehung verdanke; ebenso unvereinbar ist sie mit der Vorstellung einer hautartig das Hyaloplasma nach aussen umgebenden Membran, und spricht ferner gegen eine zähe Konsistenz des Hyaloplasma (Dinge, die später näher zu erörtern sind).

Die bisher beschriebenen beiden Formen der Protoplasmabewegung sind gar nicht häufig so rein zu beobachten, sie stellen aber einfache, leicht verständliche Typen dar, weswegen ich sie zuerst besprochen habe. Die am häufigsten beobachtete Form ist in gewisser Weise eine Kombination der beiden ersten: es werden einzelne kleine Buckel oder auch längere Fortsätze von homogenem Plasma gebildet, und in diese hinein strömt dichtes Dotterplasma aus dem Zelleib; dabei schiebt sich nicht wie beim zweiten Typus das Hyaloplasma entsprechend weiter vor, sondern es füllt sich vollständig aus mit Dotterkörnern, während gleichzeitig neue Hyaloplasmafortsätze an anderer Stelle vorquellen. Es können so in ungemein schnellem Wechsel hyaline Fortsätze entstehen, sich mit Körnerplasma füllen und auf Kosten neuer verschwinden.

Die Figuren 5 a—h zeigen einen solchen komplizierten Vorgang: die kleine bewegliche Zelle — aus einem Stadium mit Medullarplatte, also eben vollendetem Blastoporusschluss — schickt einen langen, fast rein hyalinen Fortsatz aus, der erst mit feinen, dann gröberen tanzenden Körnern sich füllt und so den Zelleib zum Teil nach sich zieht (Fig. 5 a—b); ein kleiner Teil α bleibt zunächst körnerfrei; dann biegt der Fortsatz rasch um, läuft ein Stück an der Zelle entlang zurück und bildet so die zwei Buckel α und β (5 c). Nach einem Moment der Ruhe erscheint plötzlich nach unten hin vorquellend ein neuer, ganz homogener Plasmabuckel γ (Fig. 5 d), der ebenso rasch wächst wie α und β kleiner werden, sich dann in einem

Augenblick (zwischen Fig. 5 d und e) fast völlig mit Dottermassen füllt, während er von einem neuen Fortsatz δ (Fig. 5 d—e) abgelöst wird. Und nachdem dieser denselben Vorgang, nämlich das Einströmenlassen der Dotterkörner, wiederholt hat (Fig. 5 f), beginnt nach kurzer Ruhepause (zwischen f und g) dasselbe Spiel an einer anderen Seite der Zelle.

Bei dieser Bewegungsart ist ganz besonders klar zu erkennen, wie jede neue Fortsatzbildung der vorhergegangenen das homogene Plasma entzieht, indem die alten Fortsätze dichter und kleiner werden zugunsten der neu vorquellenden (sehr deutlich in Fig. 5 f—h, beim Verschwinden des Fortsatzes δ).

Die Zelle arbeitet also bei ihren Bewegungen mit einer stets gleichbleibenden Menge von homogenem Plasma. (Das gleiche ist für Amöben vielfach angegeben und besonders bei Rhumbler 1902 l. c. einer eingehenden Analyse unterzogen worden; doch soll nach Rhumbler bei Amöben diese Massengleichheit darauf beruhen, dass wechselseitig Ecto- und Entoplasma sich ineinander verwandeln: „Ecto-Entoplasmaprozess." Bei Salmonidenkeimzellen soll nach His [99] ein häufiger, oft sehr starker Wechsel des Massenverhältnisses von hyalinem und Morphoplasma infolge gegenseitiger Umwandlung zu beobachten sein.)

Das erwähnte Einströmen von Körnermassen in vorgebildete hyaline Fortsätze, wie es in Fig. 5 b, c und f abgebildet ist, lässt sich an allen Zellen mit stärker ausgebildeter Plasmabewegung als äusserst charakteristische Erscheinung beobachten, die sowohl Remak, wie Roux und His erwähnen. Roux schreibt: „Manchmal bricht unter einem solchen (paraplasmatischen, hyalinen) Pseudopodium die Zellrinde ein und ein Strom körniger Substanz ergiesst sich —" usw. (zitiert auf

S. 17). Von einer „Zellrinde“ spricht Roux auch kurz vorher bei Beschreibung der paraplasmatischen Pseudopodien: „diese Art von Pseudopodien erhebt sich frei über die unbeweglich gebliebene, aus körniger Substanz zusammengefügte Zellrinde. Wenn ein solches Pseudopodium wieder kleiner wird, legt sich seine feine, homogene Umschliessungshaut der Zellrinde aussen an; diese Haut stellt also wohl den abgehobenen, feinen, körnerfreien äussersten Protoplasmasaum der Furchungszellen dar.“ — Eine solche „Zellrinde“, also ein besonderer Abschluss des Körnerplasma gegen das hyaline, besteht nach meinen Beobachtungen nicht (wie schon auf S. 20 dargelegt wurde). Auf die Frage der äusseren Abgrenzung des Hyaloplasma, ob es sich hier wirklich um eine „Umschliessungshaut“, einen „abgehobenen Protoplasmasaum“ handelt, komme ich später zurück.

Remak schreibt gleichfalls: „Es stürzt plötzlich wie aus einem Riss ein Teil des Protoplasma in den aufgeblähten Teil der Zellmembran.“ In der Tat gewinnt man diesen Eindruck des Aufbrechens des Protoplasma manchmal bei explosionsartig rasch ablaufenden Fortsatzbildungen; dann tritt eine plötzliche Entspannung des Zelleibes ein, wie wenn momentan eine Schranke beseitigt würde. In der Mehrzahl der Fälle aber, zumal wenn man bei kühler Temperatur untersucht (s. später) geht das Einströmen langsamer vor sich; dann zeigt sich, dass die einströmenden Körner ruhig und geschlossen in den hyalinen Teil vordringen können, zunächst in genau der Lage zueinander, die sie vorher an der Grenze zwischen beiden Plasmaarten einnahmen. Auch kann das Einströmen in jedem Augenblick stillstehen, längst ehe der hyaline Teil ganz ausgefüllt ist, es kann dann dauernd sistieren oder auch nach einer Pause weiter vorschreiten; auf diese Weise kennzeichnet sich das Einströmen als eine durchaus beherrschte Bewegung des Körnerplasma, für welche das Aufbrechen seiner Randschicht sicherlich nicht

notwendig ist, zumal eben eine besonders geartete Randschicht niemals sich erkennen lässt.

Für das Nachströmen des Körnerplasma ist noch ein Moment charakteristisch, wenn das sich füllende hyaline Pseudopodium breit dem Zelleib aufliegt: dann dringt niemals das Körnerplasma gleichzeitig von der ganzen Begrenzungsfläche aus vor, sondern beginnt mit schmalem Strom an einer Stelle des Randwinkels (Fig. 5 b) und dringt von da fortschreitend seitlich in das Pseudopodium ein. Dieses Eindringen eines Randstromes an einer nur schmalen Stelle des Pseudopodiumansatzes ist es wohl auch, was den Eindruck hervorrufen kann, es breche die oberflächliche Schicht des Körnerplasma ein; aber das geschieht nicht, sondern diese Oberflächenschicht selbst setzt sich an der einen Stelle in Bewegung, das übrige Plasma nach sich ziehend. Die Stelle des Beginns ist dabei fast regelmässig bestimmt durch die vorhergegangene Entstehungsweise des hyalinen Fortsatzes; sie entspricht nämlich genau dem Punkte des Zellrandes, an dem sich die erste Vorwölbung des hyalinen Plasma zeigte. Natürlich ist diese Gesetzmässigkeit nur dann erkennbar, wenn die Ausbreitung des hyalinen Fortsatzes bereits einseitig gerichtet erschien, weil sonst der zur Beurteilung notwendige Punkt der ersten Entstehung verloren geht. — Deutlich sind diese Verhältnisse an der zuletzt besprochenen Figurenreihe 5: z. B. ist Fortsatz δ in Fig. e an dem mit Kreuz (+) bezeichneten Punkt des Zellrandes entstanden (vgl. 5 d, δ), und von da in der Pfeilrichtung sich ausbreitend angewachsen; im gleichen Sinne erfolgte das Nachströmen des Plasma, beginnend bei dem Kreuz und von da aus den Fortsatz ganz füllend (Fig. 5 f). Die vorhergegangenen Fortsätze β und γ waren in genau gleicher Weise entstanden, auf der in unserem Bilde rechten Zellseite beginnend, nach links fortschreitend und sich ebenso von rechts nach links hin mit Plasma füllend. Diesen so gesetzmässig

erscheinenden Vorgang, wie er an der Zelle der Figurenreihe 5 periodisch sich wiederholte, habe ich unzählige Male an fast allen Zellen beobachten können, die diesen Typus der Bewegung, das Vorbilden hyaliner Fortsätze mit sekundärem Plasmaeinströmen, zeigten; dass er manchmal nicht erkennbar wird, schliesst seine Allgemeingültigkeit nicht aus, wie Folgendes erklären mag: man denke sich die Zelle in Fig. 5 d—f um 90° gedreht, so dass die rechte Seite nach vorn zu liegen kommt, so wird der Vorgang der hyalinen Fortsatzbildung ebenso wie das nachträgliche Einströmen der Körner nicht von einer Seite her, sondern von der Mitte der unteren Kante nach beiden Seiten hin gleichzeitig zu erfolgen scheinen, obgleich der erstbeschriebene Entstehungsmodus vorliegt. Es widerspricht keiner Beobachtung, wenn man für denselben Allgemeingültigkeit annimmt, sicherlich ist in ihm eine bedeutsame Handhabe zur Beurteilung des Mechanismus dieser Bewegungen gegeben.

Bevor ich hierauf weiter eingehe, sind noch andere Vorgänge auszuführen, die sich seltener und wohl nur an den kleinsten isolierten Zellen der untersuchten Stadien beobachten lassen, nämlich einmal Bewegungen des ganzen Zelleibes ohne Hilfe von sichtbaren Körnerströmungen, und ferner selbständige Bewegungen grösserer hyaliner Fortsätze ohne Beziehung zum Körnerplasma. Beide sind zu beobachten, doch ist die Möglichkeit der erstgenannten Bewegungen äusserst beschränkt. Fig. 6 a—e zeigt, wie eine kleinste, länglich gestreckte Zelle einer Gastrula, die einer grossen Dotterzelle angeheftet war, in toto umbiegt (Fig. 6 c), ohne dass eine Veränderung im Plasma eintritt oder der hyaline Teil sich wesentlich beteiligt; freilich ist der hyaline Buckel (von a nach b) doch erst im Sinne der Umbiegung ein Stück am Zellrand herabgelaufen, und dann erst erfolgte die Knickung der Zelle in c; ob diese doch nur durch ein Nachströmen des Körnerplasma in den

hyalinen Teil verursacht wurde, oder ob selbständige Substanzumlagerungen im Zelleib dessen Bewegung bedingten, konnte ich nicht entscheiden. Jedenfalls habe ich mehrmals ähnliche, scheinbar suchend hin- und hergehende Biegebewegungen an länglich aus einem Zellkomplex vorgestreckten Zellen beobachtet, bei denen sicher hyalines Plasma massgebend beteiligt war. Zudem ist auch die in Fig. 6 d—f wieder zurücklaufende Bewegung offenbar von dem voranfliessenden hyalinen Teil beherrscht gewesen.

An Zellen, die gar kein abgegrenztes hyalines Plasma aufwiesen, habe ich niemals nennenswerte Gestaltveränderungen wahrnehmen können, abgesehen von dem allmählichen Annehmen der Kugelform, welche für alle isolierten Zellen, auch für die grossen, vorher im Embryo irgendwie polygonal oder länglich geformten, hyaloplasmaarmen Dotterzellen die Ruheform darstellt, der sie zustreben.

Ich möchte deshalb behaupten, dass der Zelleib, das ist die Masse des Körnerplasma, keine Fähigkeit zu selbständiger Gestaltänderung besitzt, dass sie vielmehr nur nach Bildung oder Gestaltveränderung eines hyalinen Plasmateiles dessen Gestaltungen passiv zu folgen vermag.

Diese Überlegenheit des hyalinen Plasma zeigt sich auch in der zweitgenannten Bewegungsart, nämlich der selbständigen Gestaltänderung grösserer hyaliner Fortsätze; hier meine ich nicht die bei Volum-Zu- oder Abnahme selbstverständlich erfolgende Gestaltänderung, sondern solche ohne Massenänderung. Fig. 7 a—f zeigt einen schmalen langen hyalinen Fortsatz erst im Entstehen, der dann mehrfache Umbiegungen unter scheinbarer Kontraktion ausführte (über seine schliesslich erfolgende Abschnürung siehe später). Doch bewahrt auch bei solchen komplizierten Gestaltungen das hyaline Plasma seinen Charakter, der in dem steten Eindruck des Fliessens liegt: es werden niemals gleichmässige, lange, cylindrische, spitz aus-

laufende Fortsätze gebildet, es findet niemals eine gleichmässige kontraktive Verkürzung von Pseudopodien statt, auch kommen nie gleichmässige Kontraktionswellen an ihnen vor, sondern stets sind die Fortsätze abgerundet, die längeren unregelmässig gebuckelt, scheinbar aus lauter kleinen Kugelabschnitten zusammengesetzt, stets bleibt auch das Entstehen und Verschwinden der Buckel das einzige wirklich sichtbare Moment der Bewegung, sei es, dass die Fortsätze selbst als rundliche Vorwölbungen entstehen und verschwinden, sei es, dass an längeren Fortsätzen kleinere Buckelchen wachsen, verschwinden, einander ablösen und so Gestaltänderungen des ganzen Fortsatzes, zum Teil erst sekundär, bewirken; hieran braucht das Körnerplasma gar nicht beteiligt zu sein. So kommen recht kompliziert aufgebaute hyaline Fortsätze zustande, die vom primitiven Aussehen einer geblähten Membran sich weit entfernen. (Fig. 7 b, c. Solche Fortsätze kommen auch ganz ohne die hier abgebildeten Körnchen vor, wie in Fig. 9 a—c.)

Das vorher erwähnte Umbiegen längerer Fortsätze leitet oft ihre Rückbildung ein, z. B. in Fig. 9 a—d; indem die Spitze des hyalinen Pseudopodium umbiegt, dann am Fortsatz entlang zurückläuft und so den ganzen Fortsatz nach sich ziehend ihn der Zelle wieder anfügt, wird dieselbe der Kugelgestalt zugeführt (Fig. 9 c, d). Ungleich seltener geschieht das Zurückziehen eines grösseren Fortsatzes nach dem Modus der Figuren 8 a—c, also durch Rückströmen des Pseudopodieninhaltes durch dessen Ansatzstelle hindurch in den Zelleib hinein. Dann verbreitert sich die Ansatzstelle, der Fortsatz wird dicker und kürzer und wird ganz langsam von der Zelle aufgenommen. Die Trägheit dieser Bewegung spricht wohl dafür, dass hier das Erstreben der Kugelform durch Nachlassen der Zellkraft bedingt wird, zumal auch nach so erfolgter Rückbildung die Zellbewegung meist ganz sistiert.

Es hat durchaus den Anschein, dass eine aktive Kontrak-

tion von Pseudopodien im Sinne einer kräftigen, in ihrer Stärke dem Ausstossen entsprechenden Einziehung der Zelle nicht möglich ist. Wenn Fortsätze, besonders grössere, so schnell wie sie entstanden, zurückgebildet werden, so folgen sie entweder dem Bewegungstypus der Figuren 5 b—c, 6 c—f, 9 a—d, bleiben also in einer vorwärts, nach aussen gerichteten fliessenden Bewegung, die eben nur, im Gegensatz zum Entstehen, am Fortsatz selbst entlang nach der Zelle hin läuft, die aber im Wesen der Plasmabewegung zu den Vorgängen bei der Pseudopodien a u s s t o s s u n g nichts Neues hinzubringt — oder aber sie verschwinden auf Kosten anderer, an anderer Stelle des Zellrandes entstehender Pseudopodien; dann besteht zwar eine kräftige, scheinbar kontraktive, nach innen gerichtete Bewegung ihres Inhaltes, aber diese geschieht rein passiv, bedingt durch die Massenzunahme des neuen Fortsatzes.

Zusammenfassung über die Protoplasmabewegungen.

Wenn man zum Schluss aus den Einzelbeobachtungen ihr Gemeinsames sich vergegenwärtigt, so kann man wohl einen Grundvorgang als den ursprünglich gestaltenden herausheben: die wechselnde Sonderung und Wiedervereinigung des hyalinen und des körnerhaltigen Plasma. Das ist die besondere Leistung der Zelle bei diesem Geschehen: sie vermag aus dem Zelleib ein homogenes, offenbar leicht flüssiges Plasma abzusondern unter Verdichtung des körnerführenden Teiles, sie vermag diese Scheidung zu erhalten, während sie das hyaline Plasma an immer wechselnde Stellen des Zellrandes gelangen lässt, am Rande entlang oder wohl auch durch den dichten Plasmateil hindurch, und sie vermag schliesslich die gesonderten Elemente wieder miteinander zu vereinigen, sei es unter langsamer Auflockerung des dichten Plasma, sei es unter plötzlicher Entspannung und explosionsartigem Einschiessen der Körner in den hyalinen Abschnitt.

Die Sonderung von Hyalo- und Körnerplasma bei der Fortsatzbildung lässt sich vergleichen mit einer Plasmaanordnung, die Gurwitsch (04) an befruchteten Amphibieneiern durch kräftiges Centrifugieren erzeugen konnte. Es setzten sich bei dieser Behandlungsweise die Dottermassen im Ei nach unten ab; scharf abgegrenzt war darüber gelagert ein „amorphes Hyaloplasma" und auf diesem aufsitzend erhoben sich grosse durchsichtige Blasen, gefüllt mit einer eiweisshaltigen Flüssigkeit. Diese Entmischung des Plasma ging unter günstigen Umständen von selbst wieder zurück, so dass eine normale Furchung folgte, an der alle Plasmateile ungestörten Anteil nahmen.

Ich wage nicht, diese experimentell erzeugte Sonderung mit derjenigen bei der Plasmabewegung zu identifizieren, vor allem, weil mir das Wesen der mittleren Schicht an Gurwitsch' centrifugierten Eiern nicht klar ist; nicht dieses „amorphe Hyaloplasma", sondern die durchsichtigen Blasen, deren Inhalt nach Gurwitsch das „Enchylemma im Bütschlischen Sinne" darstellt, scheinen mir den Bildungen zu entsprechen, die in meinen Untersuchungen als hyaloplasmatisch bezeichnet sind. Mag dies immerhin zweifelhaft sein, so ist sicher für die Auffassung der Protoplasmabewegungen von höchster Bedeutung, dass eine solche künstliche Sonderung der Teile, ein Abpressen von leichtflüssiger Substanz unter Erhaltung des Lebens, sogar mit nachfolgender regulatorischer Wiedervereinigung möglich ist. Es scheint mir dies eine Stütze für meine Anschauung, dass bei den Tritonblastomeren das Hyaloplasma der leichtflüssige Teil ist, der das ganze Körnerplasma als Zwischensubstanz durchsetzt, es durchströmen und aus ihm austreten kann.

Hierüber haben Rhumbler (02) an Amöben und His (99) an Salmonidenkeimzellen andere Angaben gemacht. Bei den Amöben liegen in der Tat wohl ganz andere Plasmaver-

hältnisse vor als bei unseren Zellen, auch bei den einzelnen Arten sehr verschiedene; für alle beschreibt Rhumbler einen „Ecto-Entoplasmaprozess", bei dem das Ectoplasma (das durchsichtige) „ohne Zweifel viel zähflüssiger ist als das Entoplasma" (das gekörnte); Ecto- vermag sich aus Entoplasma zu bilden und sich wieder zurückzuverwandeln, und dieser stete Übergang des einen in das andere ist die Grundlage der Bewegung. Bei unseren Zellen aber werden die Plasma- und Dotterkörner nicht, wie das Entoplasma der Amöben nach Rhumbler, durch die Verdichtung des Hyaloplasma zurückgedrängt und dadurch das Hyaloplasma körnerfrei, sondern die Körner werden durch die Zähigkeit des Körnerplasma in demselben zurückgehalten, um erst sekundär durch dessen Entspannung wieder in das Hyaloplasma einzudringen.

Auch His (99) hält an Salmonidenkeimzellen das äussere Hyaloplasma für zäh, das Körnerplasma für dünnflüssig: „Geht das Einströmen lebhafter vor sich, so bekommt man den Eindruck, als ob die innere Masse, flüssiger als die äussere, in einen von dieser gebildeten Sack nachflösse." Für mich sind gerade die Vorgänge beim Einströmen, das wirbelnde Tanzen der Körner, sobald sie in den durchsichtigen Bereich eingetreten sind, die Geschwindigkeit, mit der sie sich bis an die äusserste Grenze des hyalinen Plasmafortsatzes in demselben ausbreiten, dafür beweisend, dass der Inhalt des Fortsatzes dünnflüssig ist. Zudem habe ich mit Sicherheit beobachtet, dass einzelne Körnchen innerhalb der hyalinen Fortsätze Molekularbewegung zeigten.

Dies alles gilt wenigstens für den Augenblick des Körnerströmens. Es fragt sich, ob das Hyaloplasma in Zwischenzeiten vielleicht eine Konsistenzänderung, ein Starrwerden erleidet, und ferner, ob es nach aussen hin feste Grenzschichten zu bilden imstande ist (Berthold [86], Rhumbler, His).

Dass Hyaloplasmafortsätze in toto erstarren, dafür weiss

ich keine Beobachtung anzugeben, als dass sie längere Zeit selbst komplizierte Formen unverändert beibehalten können, doch ist das als Beweis für eine Konsistenzänderung nach ihrer Bildung nicht anzuführen. Ein allmähliches Entstehen von kleinen Körnern im Hyaloplasma bis zu einer dichten Trübung, wie es His beschreibt, habe ich nie beobachten können, und eine Umwandlung des Hyalo- in Körnerplasma anders als durch blosse Wiedermischung halte ich danach bei Tritonblastomeren für ausgeschlossen.

Ob aber das Hyaloplasma aussen eine verdichtete Schicht entweder stets besitzt, oder vielleicht zeitweise entstehen lässt, ob solche Abgrenzung dauernd fehlt, ist sehr schwer zu sagen. Eine ganze Reihe von Tatsachen scheinen die Annahme einer hautartigen Randverdichtung nötig zu machen: die recht beständigen komplizierten Formen der grösseren hyalinen Fortsätze, ferner ihre plötzlich ruckweise einsetzenden Gestaltveränderungen, die Unmöglichkeit, mit anderen Fortsätzen zu verschmelzen, das teilweise Bestehenbleiben der alten Grenzlinie, wenn neues Hyaloplasma ein schon bestehendes überströmt, die unverändert sich erhaltende Gestalt einiger abgeschnürter Hyaloplasmafortsätze, welche — freilich im Gegensatz zu den meisten anderen — keine Kugelgestalt annahmen (s. später S. 49 und Fig. 7 f), und schliesslich Remaks Beobachtung der „wasserhellen zierlichen Bläschen" und anderer „hohler Fortsätze" (s. S. 15), alles dies könnte für die Annahme einer Verdichtung der Oberflächenschicht während oder nach dem Entstehen der hyalinen Fortsätze geltend gemacht werden; für den Anhänger der Oberflächenspannungstheorie muss besonders die starre Formerhaltung der hyalin vorgebildeten Fortsätze während des Einströmens des Körnerplasma eine Schwierigkeit der Erklärung bedeuten; denn mit dieser plötzlichen Durchmischung vorher getrennter Plasmateile tritt doch sicher eine erhebliche

chemische und physikalische Zustandsänderung des Fortsatz-Inneren ein, die also als die Ursache der Entstehung anomogener Oberflächen sofort neue Oberflächenbewegung auslösen müsste, — wenn eben nicht inzwischen die äussere Grenzschicht erstarrt ist.

Doch alle diese Gründe sind nicht beweisend, und die Tatsachen, die gegen eine membranartige Abgrenzung der Furchungszellen sprechen, halte ich für schwerwiegend: einmal sieht man nie irgend eine Andeutung solcher Abgrenzung an den lebenden Zellen, stets zeigen die hyalinen Fortsätze einfache Konturierung, auch bleibt niemals eine Schicht von erkennbarer Dicke zwischen den einströmenden Körnern und der äusseren Grenzlinie; dazu kommt die in Fig. 4 a, b dargestellte Beobachtung einer Wellenbewegung der Grenzfläche; vor allem aber werden auch bei plötzlicher Zerstörung von Zellen durch Wasser (s. später S. 48) niemals Membranen oder Bruchstücke davon sichtbar, vielmehr bildet das hyaline Plasma Tropfen, Kugeln, die sich ohne mechanische Schwierigkeit momentan loslösen können, ganz wie Öltropfen, die von einer grösseren Ölkugel abgetrennt werden. Dem Bilde solcher Plasmaauflösung entspricht am meisten die Vorstellung, dass eine unmessbar dünne ölartige Schicht das Plasma umgibt, welche bei Lostrennung sofort auch die Abschnürungsprodukte ganz überzieht. Schliesslich ist ganz allgemein gegen eine Verdichtung der Oberflächenschicht Rhumblers schöne Analyse der Amöbenbewegung ins Feld zu führen; hier weist Rhumbler strikte nach die mechanische Unmöglichkeit einer Fortbewegung der Zellen bei Bestehen dauernder verdichteter hautartiger Grenzschichten.

Weiter kann ich auf diese Frage nach der membranösen Begrenzung der Furchungszellen erst mit Hilfe fixierter Präparate eingehen, auch die Frage der Struktur von Hyalo- und Körnerplasma, ob nämlich eine Gerüstbildung im Plasma be-

steht, wie His anführt, lässt sich nur an fixierten Objekten erörtern.

Die von His angestellte Überlegung, ob bei der amöboiden Bewegung das hyaline oder das „Morphoplasma" der aktiv bewegliche Teil sei, scheint mir von falschen Voraussetzungen auszugehen, denn eben das Zusammenwirken der beiden, ihr wechselndes Verhältnis zueinander macht überhaupt das Wesen dieser Protoplasmabewegung aus — kontraktile und nicht kontraktile oder bewegliche und nicht bewegliche Plasmateile als solche existieren nicht.

2. Beeinflussung der Zellen durch äussere Faktoren.

Es bleibt uns die Aufgabe, die Vitalität der beschriebenen Protoplasmabewegungen zu beweisen. Die Frage nach der Vitalität ist identisch mit derjenigen nach dem Einfluss äusserer Mittel auf die Bewegungen, und sie ist untrennbar von der Frage nach ihrem endlichen Auslauf und den Absterbeerscheinungen der betreffenden Zellen. Denn indem wir unter „vitalem Vorgang" an der Zelle nichts anderes verstehen können als „an das Leben der Zelle gebundenen" Vorgang, müssen wir einmal die nicht an das Leben der Zelle gebundenen, äusseren Faktoren auf ihre Wirksamkeit prüfen und uns andererseits beschäftigen mit dem Zelltod, als dem Ausfall der inneren Faktoren, die bedingend für die Bewegungen sein sollen.

In der Zusammenfassung der bisher beschriebenen Beobachtungsreihen ist unbewiesen vorausgesetzt, dass der Inhalt der hyalinen Gebilde der Zelle durchaus angehöre und nicht von aussen aufgenommen werde. Als eine vorläufige Begründung galt nur die Beobachtung, dass vom Anfang der Untersuchung an das Volumen der Zellen sich offenbar nicht ändert, sondern dem Entstehen von hyalinen Fortsätzen einerseits ein

Verschwinden von solchen an anderer Stelle, zuweilen auch eine Verdichtung des gekörnten Plasmateiles entspricht.

Der erwähnten Voraussetzung widerspricht aber Remaks Darstellung, der nur „bei fortgesetztem Zusatz von Wasser" zu seinem Untersuchungsmedium, 20%iger Zuckerlösung, die Entstehung der hyalinen Vorwölbungen und weiter das Körnereinströmen beobachtet, mithin diesen Vorgang als Aufblähung und Aufquellung der Zellmembran zu erklären sich berechtigt sieht.

Es widerspricht anscheinend auch Roux' Beobachtung, der die „paraplasmatischen" Pseudopodien besonders in 0,5%iger Kochsalzlösung findet, viel weniger ausgebildet dagegen in Hühnereiweiss, zumal auch nach seinen Angaben die paraplasmatischen Pseudopodien bereits nach 7—10 Minuten überhaupt verschwinden. Auch His erwägt die Möglichkeit, dass seine „fingerförmigen Pseudopodien" einer quellenden Wirkung der Untersuchungsflüssigkeit ihre Entstehung verdanken könnten.

Die Reihe der folgenden Untersuchungen soll den Einfluss der Salzkonzentration und des Eiweissgehaltes des Untersuchungsmedium auf die beschriebenen Plasmabewegungen aufzeigen.

Salzgehalt des Medium.

Um chemische Schädigung der Zellen möglichst auszuschalten, habe ich, in Kenntnis der Giftigkeit reiner Salzlösungen, wie sie für embryologische Objekte besonders von J. Loeb und C. Herbst[1]) festgestellt worden ist, die physiologische Kochsalzlösung ersetzt durch Ringersche Lösung folgender Zusammensetzung [nach Höber[1])]: 6,3 NaCl, 0,2 KCl, 0,2 $CaCl_2$, 0,1 $NaHCO_3$ auf 1000 Aq. dest.; durch Verdünnung mit Wasser oder durch Zusatz von Kochsalz stellte ich die

[1]) s. R. Höber (11).

verschiedenen im folgenden angewandten Konzentrationen her. Um auch wechselnde Konzentrationen nacheinander auf die gleichen Zellen unter mikroskopischer Kontrolle einwirken lassen zu können, benutzte ich ausser dem hängenden Tropfen eine Anordnung, bei der ich die Zellen auf dem ebenen Objektträger zwischen dicht und gleichmässig auseinandergezupften Wattefasern verteilte und in reichlich Flüssigkeit unter dem Deckglas untersuchte; man kann so beliebige Flüssigkeiten mittelst Filtrierpapier nacheinander durchfliessen lassen, ohne dass die Zellen fortschwimmen.

Auf solche Weise angewandt haben Ringerlösungen von 0,3 bis 1,0% keine sichtbaren Unterschiede der Bewegungserscheinungen bewirkt; sowohl die Form, wie die Intensität der Bewegungen, wie auch das Massenverhältnis von hyalinem und gekörntem Plasma zeigten bei zahlreichen vergleichenden Untersuchungen das gleiche Bild, wie in den bisher gegebenen Beobachtungen. Noch in 1%iger Ringerlösung kommen hyaline Fortsatzbildungen von einer Ausdehnung und ungeschwächten Kraft der Bewegung zustande, wie es Fig. 9 a—c zeigt. In den verdünnten Lösungen bis ca. 0,3% findet man allerdings sehr viel grössere Massen von zerstörtem Plasma, beobachtet man auch kurz nach Anfertigung des Präparates die Plasmoptyse zahlreicher Zellen, aber die übrig bleibenden zeigen dieselben Verhältnisse wie die in mittleren und stärkeren Lösungen untersuchten: es fanden sich ebenfalls grosse Dotterzellen g a n z o h n e hyalines Plasma, mittlere mit kleinen Fortsätzen, mittlere und kleine mit komplizierten hyalinen Bildungen, und ebenso auch rein hyaline wie kombinierte Plasmabewegung.

Freilich wird ausser vermehrter Plasmazerstörung doch noch ein Unterschied bemerkbar, wenn man unter dem Deckglas z. B. eine 1%ige Ringerlösung allmählich durch verdünnte — bis 0,5 oder 0,3%ige ersetzt. Dann ist zuweilen deutlich eine Auflockerung der Zellen in toto, wohl unter gewisser

Volumenzunahme, aber nicht unter Veränderung des Massenverhältnisses der beiden Plasmaarten, auch nicht unter Neuentstehung von hyalinen Gebilden. Eine auffallend über das normale Mass hinausgehende Volumenzunahme ist niemals zu bemerken, auch nicht bei noch stärkeren Verdünnungen, weil dann allgemein Plasmazerstörung einsetzt.

Wohl aber tritt bei dem umgekehrten Wechsel, also Ersatz dünner oder mittlerer Lösungen durch starke, eine stets leicht sichtbare Schrumpfung auf, doch erst deutlich von ca. 1,4% an.

Wenn man z. B. in ca. 0,65%iger Lösung einen kleineren, zwischen Wattefasern festgelegten Zellkomplex beobachtet, der nach aussen hin hyaline Säume und Pseudopodien mit kräftigen Gestaltveränderungen aufweist, und man lässt eine 2%ige Lösung zufliessen, so scheinen die hyalinen Partien zunächst isoliert zu schrumpfen; bei sorgfältigem Vergleich (unter Kontrolle des Zeichenapparates) wird aber unzweifelhaft deutlich, dass in dem gleichen Masse der ganze Zelleib schrumpft, und dass das hyaline Plasma, abgesehen von der dem ganzen Prozess entsprechenden Schrumpfung, noch erkennbar bleibt; das zeigt sich auch darin, dass grössere hyaline Fortsätze hierbei nicht einfach in die Zelle aufgenommen werden, sondern unter Beibehaltung ihrer komplizierten Form zusammenschrumpfen bis fast zum völligen Verschwinden. Die Bewegungen der geschrumpften Zellen werden sofort träge und sistieren nach ca. $^1/_4$ Minute ganz. Lässt man nun unmittelbar nach erfolgter Schrumpfung wieder mittlere Lösung durchfliessen, so nehmen die Zellen und ihre Fortsätze die alte Gestalt wieder an und fahren fort Bewegungen auszuführen; lässt man dagegen vor dem erneuten Zufliessen von mittlerer die 2%ige Lösung einige Zeit einwirken, so lässt sich durch die Zufügung der mittleren Verdünnung das normale Bild nicht mehr gewinnen; sondern die Zellen werden in toto wieder lockerer, die hyalinen Partien

treten zum Teil wieder auf, aber nur als gleichförmig abgerundete, unbewegte Säume und nicht mehr so abgesetzt vom Körnerplasma, sondern mit Körnern gemischt, zum Teil tritt Zerstörung der Zellen ein unter Platzen und Ausbreiten des Plasma in der verdünnten Flüssigkeit.

Dieser Versuch zeigt einmal unzweideutig eine gewisse Abhängigkeit der Bewegungserscheinungen und speziell des hyalinen Plasma von der Salzkonzentration; er beweist aber gleichzeitig die Vitalität der beobachteten Protoplasmabewegungen; denn wären äussere chemisch-physikalische Faktoren als einzige wirksam bei den Fortsatzbildungen, so würden für sie durch längere Einwirkung des hypertonischen Mediums keineswegs andere Bedingungen geschaffen werden können, als durch eine nur kurz dauernde; es könnten Phänomene, die durch sie allein bedingt wären, nicht das eine Mal unmöglich gemacht werden, wenn sie im anderen Fall des gleichen, nur kürzer dauernden Eingriffs leicht wieder erzeugt werden können. Dagegen entspricht es den allgemeinen biologischen Erfahrungen, dass durch längere Einwirkung hypertonischer Medien die Lebensfähigkeit von Organismen geschädigt und schliesslich vernichtet wird, während eine kürzere solche unter Umständen glatt vertragen werden kann. So verlieren verschiedene Meertiere in konzentriertem Meerwasser, Froschlarven und sogar ausgewachsene Frösche schon in 0,8%iger Kochsalzlösung beträchtlich an Volumen und Gewicht, ohne daran zugrunde zu gehen (Höber). Besonders klar zeigen O. Hertwigs (95) Versuche über Entwickelung von Froscheiern in Kochsalzlösungen und Gurwitsch' (96) über die in Bromnatrium und Lithiumchlorid, dass hypertonische Salzlösungen entsprechend ihrer Konzentration die Entwicklungsenergie, also die Lebensfähigkeit, herabsetzen. Wir dürfen demnach in der Lebendigkeit der Zellen denjenigen Faktor sehen, der in dem Versuch das eine Mal aufgehoben wird, das

andere Mal erhalten bleibt, der also Grundbedingung der Bewegungserscheinungen ist; mithin sind die beobachteten Fortsatzbildungen und Bewegungen vitaler Natur.

Dem widerspricht auch keineswegs eine gewisse Abhängigkeit der hyalinen Bildungen vom Medium, welche wir zunächst auch in bezug auf dessen Eiweissgehalt verfolgen wollen.

Eiweissgehalt des Medium.

Die von Roux angedeutete Abhängigkeit glaube ich bei meinen Untersuchungen in etwas anderer Weise aufgefunden zu haben.

Ich untersuchte Zellen von Gastrulae, die ich in filtriertem Hühnereiweiss, in Gemischen von Eiweiss und Ringerlösung 1:3 und in solchen noch mit Wasser verdünnten zerlegt hatte, in diesen Flüssigkeiten. Dabei fanden sich in allen erwähnten Medien sämtliche früher beschriebenen Fortsatzbildungen und Bewegungen; dass die hyalinen Pseudopodien etwa ganz fehlen oder auch nur geringer an Zahl sind, trifft weder für reines Hühnereiweiss als Medium, noch für dessen Verdünnungen zu.

Doch besteht eine Besonderheit: in reinem Hühnereiweiss gehen meist die Plasmabewegungen viel träger vor sich als in eiweissfreiem Medium, sowohl das Vorquellen der hyalinen Buckel, wie auch das Einströmen des Körnerplasma, welches ruhig, nicht explosionsartig erfolgt; der Unterschied schien mir zuweilen beträchtlich, wenn auch ein Urteil über die Geschwindigkeit der Bewegungen nur schätzungsweise statthaben kann, zumal nebenher auch andere Faktoren, wie Temperatur (s. später) und ganz unkontrollierbare individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Eier und Zellen eine Rolle spielen.

Ausser der Trägheit der Bewegungen fiel mir in Hühnereiweiss zuweilen auf, dass hyaline Fortsätze nicht ganz homogen

entstanden, sondern feine Körner enthielten, dass besonders gegen Ende, wenn die Bewegungserscheinungen im Präparat sich minderten, die Pseudopodien nicht mehr rein hyalin vorgebildet wurden, um das Körnerplasma nachträglich aufzunehmen, sondern dass dieser Vorgang zusammengezogen erschien: kurz nach Auftreten des hyalinen Buckels oder gleichzeitig damit begann auch schon das Plasma langsam nachzuströmen und die Bewegungen mitzumachen.

Schliesslich schien mir auch die tanzende Molekularbewegung der feinen Körnchen nicht nur ausserhalb der Zellen im Eiweiss, sondern auch an der Grenze von Hyalo- und Körnerplasma, also innerhalb der Zelle, besonders beim Nachströmen geringer zu sein als im eiweissfreien Präparat.

Für einen Teil dieser Besonderheiten kann man vielleicht die zähere Konsistenz des Hühnereiweiss verantwortlich machen, die den schnellen Ablauf der Bewegungen mechanisch hemmt; doch die innerhalb der Zellen bemerkbare Verlangsamung des Körnerströmens und -tanzens verlangt eine andere Deutung, da Eiweiss in die Zellen natürlich nicht einzudringen vermag; vielmehr könnte hierin der sogenannte Quellungsdruck einen Einfluss äussern, der bei den zähflüssigen vakuolenfreien Protoplasmen tierischer Zellen (Höber) wohl eine dem osmotischen Druck ähnliche Wirkung auszuüben vermag. Die Kolloide des Protoplasma sind quellungsfähige Substanzen, d. h. sie haben das Bestreben, Wasser aufzunehmen und festzuhalten, und können so unter Umständen „gegen den osmotischen Druck Arbeit leisten“ (Höber). So könnten also unsere Zellen aus kolloidfreien isotonischen Salzlösungen etwas Quellungswasser aufnehmen, dagegen in sehr kolloidreichen Medien, wie Hühnereiweiss, geringe Mengen davon abgeben, d. h. also in reinen Salzlösungen eine Auflockerung, in Hühnereiweiss eine Eindickung ihres Inhaltes erfahren. Solches würde die oben beschriebenen Unterschiede der Plasmabewegung in

den verschiedenen Medien erklären können. Dabei ist noch zu bemerken, dass Hühnereiweiss einen höheren Salzgehalt hat als 0,65% und auch dadurch wohl etwas wasserentziehend zu wirken vermag.

Im ganzen scheint mir aus den Versuchen über die Wirkung von Salz- und Eiweissgehalt des Medium hervorzugehen, dass deren Einfluss recht geringfügig ist; denn die osmotische Druckdifferenz äussert sich erst deutlich bei Konzentrationen von ca. 0,3% und über 1,0%, und der Quellungsdruck zeigt sich überhaupt nur sehr unsicher als wirksam. Jedenfalls kann den von uns im 1. Abschnitt angewendeten „indifferenten" Medien, 0,65%iger Kochsalz- und Ringérlösung, keinesfalls ein Anteil an der Entstehung der hyalinen Gebilde überhaupt und an den Protoplasmabewegungen zukommen, mithin sind dieselben normale Lebenserscheinungen.

Einfluss der Temperatur. Äthernarkose.

Als solche Lebenstätigkeiten mussten sich die Protoplasmabewegungen in ihrer Stärke unterworfen zeigen allgemein physiologisch fördernden und schädigenden Einflüssen. Dies ist in der Tat der Fall:

Sie sind in ihrer Ausdehnung und Geschwindigkeit sehr merklich abhängig von der Temperatur; man findet an kühlen Tagen nur ganz träge Bewegungen an wenigen Zellen, kann dieselben aber leicht ausgiebiger gestalten, wenn man (z. B. durch Heranstellen eines geheizten Strecktisches an das Mikroskop) das Präparat erwärmt. Genaue Messungen haben wenig Sinn, weil das Urteil über Beginn, Höhepunkt und Nachlassen der Bewegung nur sehr schätzungsweise sich abgeben lässt. Jedenfalls liegt das Optimum nicht sehr hoch, ich vermute bei ca. 20° oder wenig höher, denn an besonders heissen Tagen (Zimmertemperatur 20°) liess sich durch Erwärmen des Präparates keine Verstärkung der üppigen Bewegungserschei-

nungen erzielen; bei stärkerer Temperaturerhöhung bemerkt man deutlich Schädigung der Bewegungen. (Es entspricht dies ziemlich dem von O. Hertwig (98) gefundenen Temperaturoptimum für die Entwickelung von Rana fusca und esculenta, nämlich 21° und 24°.)

Ferner zeigen sich die Protoplasmabewegungen unterworfen der Giftwirkung eines Narcoticum. Ich habe nur den Äther auf seine Wirksamkeit untersucht, und zwar durch Zufliessenlassen verschiedener Ringer-Äthermischungen, deren Wirkungsstärke ich kontrollierte an eben ausgeschlüpften Triton- und Krötenlarven.

Eine Narkose der Bewegungen lässt sich zweifellos erzielen, allerdings erst mit sehr viel höheren Konzentrationen, als sie zur Lähmung der Larven erforderlich sind: bei einer Konzentration, die Triton- und Krötenlarven in wenigen Sekunden narkotisierte bei noch funktionierendem Kreislauf, zeigten die Zellbewegungen keine merkbare Abschwächung; erst in einer sehr starken Äthermischung (ich schätze ca. 5% Äther, leider fehlt mir die genaue Angabe), welche die Kontrolltiere unter momentanem Herzstillstand lähmte, gingen die Bewegungen langsam auf ein Minimum herab; letzte Spuren waren aber auch nach $^1/_2$ stündiger Einwirkung dieser Lösung noch bemerkbar. Als ich dann ätherfreie Ringerlösung durchfliessen liess, kehrten nach einigen Minuten die Bewegungen in ihrer alten Stärke wieder, gleichzeitig mit dem Wiederaufleben der Kontrolltiere, die ich ebenfalls nach einer halben Stunde in ätherfreie Ringerlösung übertragen hatte. Die hyalinen Fortsätze während der Narkose waren nur niedrige Buckel mit ungemein trägem, fast unmerklichem Plasmaströmen; die nach der Narkose waren zum Teil lang, schmal, kompliziert gebaut, grösser als die vorigen, mannigfaltiger und zahlreicher, doch erreichten sie nicht die Geschwindigkeit im Entstehen und Vergehen, die vor der Narkose bestand. Die Bewegungen er-

hielten sich in demselben Präparat noch 24 Stunden nach der Narkose.

Leider konnte ich wegen vorgerückter Jahreszeit diese Untersuchungen nicht fortführen. Es wäre denkbar, dass ein völliger Stillstand der Plasmabewegungen erst bei tödlicher Vergiftung der Zelle erfolge, erst mit dem Stillstand des Stoffwechsels der Zelle; das würde übereinstimmen mit der vielfach vertretenen Anschauung, dass die Protoplasmabewegung der Ausdruck chemischer Umsetzungen im Zelleib und der dadurch wechselnd veränderten Oberflächenspannung sei (Rhumbler [02], P. Jensen [02]).

Dauer der Zellbewegungen.

Vervollständigt und in ihren Konsequenzen bestätigt werden diese Untersuchungen über den Einfluss der verschiedenen Medien durch die Beobachtung der Dauer der Zellbewegungen in jedem einzelnen Medium. Hier spielt freilich eine ausschlaggebende Rolle die verschiedene Lebenskräftigkeit einzelner Eier und Zellgruppen, sodass vergleichende Angaben nur mit Vorsicht zu machen sind.

Sicher scheinen mir folgende Daten: in Ringerlösung bleiben die Bewegungen merklich länger erhalten, als in reiner Kochsalzlösung; weitaus am längsten bleiben sie bestehen an den bei der Zerlegung des Eies übrig gebliebenen Zellhaufen, wenn man diese in einem Petrischälchen mit geringer Menge der betreffenden Flüssigkeit, vor Verdunstung geschützt, aufbewahrt, während die unter dem Deckglas zum Teil bei Luftabschluss beobachteten Zellen viel früher die Bewegungen einstellen.

So fand ich das Ende der Zellbewegungen in NaCl-Lösungen von 0,5—0,9% in der feuchten Kammer durchschnittlich nach 3—5 Stunden, in der Petrischale zuweilen erst nach 24 Stunden; in Ringerlösung von 0,65% im geschlossenen Präparat meist auch

nach 5, selten bis 10 Stunden; in einem an den Seiten offenen Präparat (Zellen zwischen Wattefasern, mit Deckglas bedeckt, das Präparat lag ausserhalb der mikroskopischen Untersuchung in einer flachen gedeckten Schale, deren Boden mit 0,3%iger Ringerlösung eben benetzt war) erhielten sich die Bewegungen über 48 Stunden; an den im Petrischälchen mit 0,65% Ringer zurückgebliebenen Embryoresten habe ich oft noch 2—3 Tage nach Zerstörung des Eies, einmal sogar 4 Tage danach, ausgiebige Zellbewegungen beobachtet. Für die Ringer-Eiweissmischung 3 : 1 gilt das gleiche wie für 0,65% Ringer, in reinem Hühnereiweiss erhalten sich die Bewegungen nicht über einen Tag.

3. Absterbeerscheinungen.

Das Ende der Zellbewegungen geht zeitlich parallel mit einer ganzen Reihe von Erscheinungen, die ihr Absterben anzeigen, die uns zum Teil Hinweise auf die Vorgänge der Zelldegenerationen geben können.

Ganz regelmässig wird der Zelltod bezeichnet, wie Roux ausführlicher schildert, durch Auseinanderfallen der bestehen gebliebenen oder neu gebildeten Zellhaufen, unter Abrundung jeder Zelle zur Kugelform. Es bedeutet dies das Ende des Cytotropismus. — Nach Roux findet sich die Erscheinung des Zerfalls in lauter einzelne kuglige Zellen, „Framboisia", bei Rana abnorm gegen Ende der Laichzeit; solches Verhalten besteht bei Triton cristatus sicher nicht; alle Erscheinungen der Zellbewegungen, des Cytotropismus und der Neuordnung von Furchungszellen sind vielmehr auch an sehr spät im Jahre abgelegten Eiern in vollkommener Weise wahrzunehmen. Nach meinen Erfahrungen ist die „Framboisia" nichts anderes als der Verlust der cytotropischen Eigenschaften, den das Absterben stets mit sich bringt.

Plasmaabschnürungen.

Gleichzeitig mit dem Auseinanderfallen der Zellgruppen bemerkt man an zahlreichen Zellen, die vorher Bewegungen ausgeführt hatten, anliegende kleine Plasmakugeln, die unmittelbar den Eindruck sekundär abgeschnürter Zellteile erwecken.

Nun ist der Vorgang solcher Abschnürung zwar nur selten zu beobachten; auch finden sich in jedem Präparat von Anfang an schon kleine Plasmakugeln, die mit sekundären Abschnürungsprodukten leicht zu verwechseln sind, die in Wirklichkeit aber den beim Zerlegen des Embryo unvermeidlich zerstörten Zellen entstammen. — Es ist nämlich eine Eigentümlichkeit des dotterreichen Protoplasma, dass bei Zerstörung der Zellen, sei es durch mechanische, sei es durch osmotische Einwirkung, nur ein Teil in der umgebenden Flüssigkeit gelöst oder fein verteilt wird; und zwar wird aufgelöst der Dotterkörner führende Teil des Zelleibes: sowie er in Berührung mit der Aussenflüssigkeit kommt, schiessen die Dotterkörner hervor und die Grundmasse des Plasma verschwindet unter Schlierenbildung schnell in die Umgebung. Ein anderer Teil des Plasma dagegen wird nicht gelöst, sondern bildet die erwähnten kleinen Kugeln von ganz charakteristischem Aussehen. Stets bestehen sie der Hauptmasse nach aus hyalinem Plasma und sind dementsprechend ziemlich locker und durchsichtig, enthalten meist nur feine Körnchen, sehr selten Dotterkörner; die feinen Körnchen zeigen stets lebhafte Molekularbewegung, sie sind oft ungemein zahlreich, so dass sie die ganze Kugel dicht erfüllen und ihr ein trübes gleichmässig gekörntes Aussehen geben; zuweilen sind die Kugeln rein hyalin ohne Körnchen. Sehr auffallend ist, dass alle diese Plasmakugeln fast von gleicher Grösse sind, so dass sie unter einer stets gleich starken Oberflächenspannungswirkung entstanden zu sein scheinen, in Analogie der konstanten Tropfengrösse

von Flüssigkeiten. Sie sind sehr beständig, bleiben erhalten, bis Bakterienüberwucherung das Präparat zerstört. — Indem also in jedem Präparat zahlreiche solche Plasmakugeln sich finden und häufig an andere Zellen sekundär sich anlagern, kann der Eindruck stattgehabter Abschnürungen oft vorgetäuscht werden, und man kann im Einzelfall tatsächlich selten unterscheiden, welcher Entstehungsweise die Plasmakugeln ihre Herkunft verdanken.

Doch lässt sich zuweilen der Vorgang der Abschnürung direkt beobachten. So wurde in Fig. 7 a—f an einem viele Stunden lebhafte Bewegungen aufweisenden kleinen Zellkomplex ein hyaliner Fortsatz lang ausgestreckt, der einige Körnchen, darunter ein grosses Dotterblättchen aufnahm, dann aber sich allmählich gegen die Zelle abgrenzte und schliesslich deutlich abgesetzt, unbewegt neben ihr lag; die Zelle war danach abgerundet und zeigte ebenfalls keine Bewegung mehr. Sehr auffallend war in diesem Falle die Gestalt des abgeschnürten Plasmastückes; dieses nahm nicht, wie sonst meistens, Kugelform an, sondern behielt die vorher gebildete eigentümliche Form bei, wie Fig. 7 f zeigt, und zwar blieb dieser Zustand dauernd bestehen, auch nachdem im Präparat längst allgemeiner Zerfall eingetreten war.

Ein Beispiel der typischen kugligen Abschnürung zeigt Fig. 10 a—c, in der eine lang ausgestreckte Zelle sich in einen grossen, sehr dichten und einen kleineren, aus hyalinem Plasma mit lockerem Dottereinschluss bestehenden Abschnitt gliederte. Dies ist vermutlich die häufigste Form der Abschnürung, und ihr verdanken die zahlreichen hyalinen Kugeln mit wenigen Dotterkörnchen ihre Entstehung, die man fast in jedem Präparat gegen Ende der Bewegungserscheinungen auftreten sieht. (Dass Zellteilung, die sich zuweilen beobachten lässt, hier in Fig. 10 a—c nicht vorlag, beweist die Ungleichheit der Teilstücke und noch mehr der Umstand, dass in der lockeren ab-

geschnürten Kugel kein Kern vorhanden ist, der ohne Schwierigkeit hätte erkennbar sein müssen.)

Schliesslich können auch ganz hyaloplasmaarme Dotterzellen Plasmakugeln abschnüren, nämlich diejenigen mit ganz dicht feingekörntem, meist länglich ausgezogenem Plasmaabschnitt, die wir später als urdarmbildende Zellen kennen lernen werden. Fig. 11 a u. b zeigt eine solche birnförmige Zelle, die selbst keine deutlichen Bewegungen ausgeführt hatte, die aber gleichzeitig, als im Präparat die Bewegungen anderer Zellen aufhörten, ihren schmäleren dichten feingekörnten Plasmateil in zwei Kugeln abschnürte.

Ein sehr merkwürdiger Vorgang fand sich 30 Stunden nach Zerlegung eines Embryo in 1%iger Ringerlösung an der in Fig. 12 a u. b abgebildeten Zelle: der hyaline Fortsatz war wie gewöhnlich entstanden; als aber das Körnerplasma in ihn einströmte, grenzte sich aus der lockeren Übergangszone heraus eine dicht voll Dotterkörner gepfropfte Plasmakugel ab; nach ihrem Entstehen zeigte der hyaline Fortsatz noch kurze Zeit geringe Gestaltveränderungen seiner Ansatzstelle (vgl. 12 a u. b), nach deren völligem Stillstand die Plasmakugel dauernd unverändert in der Übergangszone der unbewegten Zelle liegen blieb.

Eine ähnliche Absonderung von dichten Körnerplasmakugeln kann man beim Zerfall hyaloplasma f r e i e r Zellen zuweilen beobachten, doch bleibt hier der Zusammenhalt der Zelle nicht wie oben bestehen, vielmehr finden sich die abgegrenzten Körnerplasmakugeln im Detritus solcher zerfallender Zellen (Fig. 13 a, b).

Als letztes Beispiel von Abschnürungsvorgängen sei eine Beobachtung beschrieben, die nach verschiedenen Richtungen ein hohes Interesse fordert, Fig. 14 a u. b. Zwei Zellkomplexe, die, in Wattefasern gebettet, in Ringereiweiss (3:1) nahe beieinander lagen, rückten bei Zusatz von halbverdünntem Ringereiweiss ein wenig auseinander, ob infolge der Strömung oder

infolge von Ausgleich der Schwerkraft, nämlich durch Zurücksinken der Komplexe in die Wattefasern, war nicht zu entscheiden, doch hatte ich dabei den sicheren Eindruck, dass eine grobmechanische Ursache vorlag (nicht etwa die vorgenommene Konzentrationsänderung). Dabei blieben nun zwei schmale Plasmabrücken als Verbindungen bestehen, Teile zweier benachbarter Zellen, deren einer Abschnitt dem oberen, der andere dem unteren Zellkomplex angelagert war. Diese Plasmabrücken erhielten sich ca. 1—2 Stunden, wurden aber allmählich immer dünner, dauernd mit einem feingekörnten Inhalt. Dabei lagen die Teile der linken Zelle unbewegt, während die rechts gelegene mit ihrem grösseren, dem unteren Komplex anliegenden Teil fortwährend langsame kombinierte Plasmabewegung ausführte. Dann begann auf einmal ein dichter, den Plasmabrücken zunächst gelegener Plasmaabschnitt (α) kugelförmig gegen die Zelle sich abzugrenzen; diese trennte sich ziemlich rasch los, und die dichte Plasmakugel α blieb an einem Ende der Plasmabrücke liegen, ebenso unbewegt, wie die am anderen Ende gelegene, fast ganz hyaline Plasmakugel, die der Zelle ursprünglich ebenfalls angehört hatte, aber an dem anderen Komplex haften geblieben war. Die losgelöste Zelle, die ca. $^1/_3$ ihrer Masse abgeschnürt hatte, führte noch lange Zeit die gleichen fliessenden Bewegungen aus wie vorher und verlor sich dabei allmählich zwischen ähnlichen Zellen des Komplexes. Die Plasmabrücken wurden immer feiner und verschwanden schliesslich unmerklich, indem jederseits zwei abgeschnürte kuglige Zellteile den beiden Komplexen angelagert blieben.

Eine hohe Bedeutung liegt bei diesem Vorgang einmal darin, dass eine Zelle sich nach Abschnürung eines beträchtlichen Teiles noch längere Zeit lebend erweist, mithin Abschnürungen intravital möglich sind. Ferner verdient aber höchstes Interesse die Entstehung der schmalen

feingekörnten Plasmabrücken. Bei Besprechung der freien Zellbewegungen im 1. Abschnitt war ganz allgemein zu bemerken, dass niemals fadenförmige, langgezogene Pseudopodien zustande kommen, dass die grösseren Fortsätze vielmehr stets ein wulstiges, unregelmässiges, gebuckeltes Aussehen besitzen. Da nun aber, wie im II. Teil gezeigt werden wird, bei Entstehung des Urdarmes, speziell seines Kopfteils, lang ausgezogene feingekörnte Zellfortsätze als Verbindungen zwischen Zellen in grosser Menge sich finden, so würde uns ohne die vorige Beobachtung eine Erklärung für ihr Zustandekommen bei der Gastrulation fehlen, während hiernach die Möglichkeit ihrer Entstehung durch mechanischen Zug anhaftender sich schiebender Zellgruppen erwiesen ist. (Ähnliche schmale, lang ausgezogene Zellverbindungen erhielt Rhumbler (02) an einer Gruppe von Embryonalzellen von Triton taeniatus durch Druck auf das Deckglas.) Wichtig für die Beurteilung solcher einmal entstandener Plasmabrücken ist ihre auffallende Stabilität, die man gleichfalls auf die Plasmaverbindungen in den Gastrula-Schnittserien übertragen darf; die Fäden erhalten sich lange Zeit, selbst noch in grosser Feinheit, ohne zu zerfallen, und sie bilden dadurch einen bedeutsamen Gegensatz zu den anderen Beobachtungen dieses Abschnittes, in denen deutlich zutage tritt eine Neigung des Plasma, kuglige Abschnürungsprodukte zu bilden. Es ist daraus zu schliessen, dass auf grössere Pseudopodien die Oberflächenspannung als formbeherrschende äussere Kraft durchaus nicht notwendig im Sinne der Kugelbildung wirken muss, dass das lebende Plasma vielmehr leicht imstande ist, in indifferenten Medien Fäden zu ziehen.

Man muss danach für die spontanen Abschnürungsvorgänge noch besondere innere Ursachen annehmen, welche der Oberflächenspannung erst sekundär zur Wirkung verhelfen, denn diese als letzte Ursache der Abschnürungen anzunehmen, scheint

mir bei dem zweifellos flüssigen Aggregatzustand des vorliegenden Protoplasma das Nächstliegende.

Ich möchte aus verschiedenen Umständen schliessen, dass die spontanen Abschnürungen noch intravitale Vorgänge sind: sie kommen nur zu der Zeit vor, wenn in den Präparaten die Lebenserscheinungen erlöschen, niemals später; ich habe nach post mortalen Veränderungen solcher Art immer wieder gesucht (vor allem im Interesse der anfangs erwähnten Zelldegenerationen), und deswegen viele Präparate noch lange nach Aufhören der Bewegungserscheinungen und nach Eintritt der kugligen Isolierung verfolgt, dabei aber niemals mehr spätere Durchschnürungen auffinden können; vielmehr unterliegt die Zelle weiterhin ganz allmählicher Auflösung vom Rande her: der glatte Zellkontur verschwindet, rings treten die groben Dotterkörner an die Oberfläche und geben der Zelle eine rauhe ungleichmässige Begrenzung; schliesslich fällt der Körnerballen immer mehr auseinander, wohl unter Auflösung seiner Grundmasse. Die abgeschnürten Plasmakugeln finden sich aber nur an Zellen mit noch wohlerhaltenem, glattem Kontur, auch sie selbst sind stets glatt abgegrenzt, wie lebendes Plasma; zudem sind die spontanen Abschnürungen seltene Vorgänge, keine allgemeinen Todeserscheinungen. Da nun ferner in den Schnittserien zahlreiche Hinweise auf Abschnürungen von Teilen lebender Zellen sich finden lassen (s. II. Teil) und nach dem Vorgang in Fig. 12 a—b und 14 a—b die Möglichkeit intravitaler Abschnürung nachgewiesen ist, so bin ich geneigt, alle erwähnten Abschnürungen für intravital zu halten, und sie auf Lebenseigenschaften der Zellen zurückzuführen.

Ich stelle mir vor, dass mit Nachlassen der Lebenskraft oder mit Schädigung der Zelle Störungen des inneren Zusammenhaltes sich einstellen, besonders an solchen Zellen, die in Plasmabewegung begriffen sind. Es werden zuweilen nicht alle Protoplasmateile gleichmässig geschädigt werden, vielmehr

werden einzelne Teile noch eine grössere Lebensenergie behalten als andere; ist dies in ausgesprochenem Masse der Fall, dann werden gleichartige Teile des Plasma sich zusammenfinden, also die kräftiger funktionierenden sich von den schwächeren absondern, zumal wenn durch innere Plasmabewegung ständige Beziehung zwischen den einzelnen Teilen gewahrt bleibt; das ausschlaggebende Moment wird dabei sein, dass geschwächte Protoplasmabestandteile gegen die in kräftiger Lebenstätigkeit befindlichen chemisch und physikalisch different werden, und dass dadurch Spannungen entstehen, die ihre Abgrenzung voneinander hervorrufen. So würde ausser den anderen beschriebenen Vorgängen besonders die auffallende Beobachtung der inneren Abschnürung in Fig. 12a—b in ziemlich einfacher Weise zu deuten sein, indem man sie als Ausdruck der chemisch-physikalisch bedingten Abgrenzung des gesunden gegen geschädigtes Plasma auffasst.

Die Tendenz zu solcher Abgrenzung ist ja nichts Absonderliches, vielmehr eine ganz verbreitete Grundeigenschaft der lebendigen Organisationen. Sie zeigt sich im grossen in ganz hervorragendem Masse bei gewissen Restitutionserscheinungen, die sich stets an den Resten der zerlegten Embryonen beobachten lassen.

4. Restitutionserscheinungen.

Wenn man Gastrulastadien in flacher Schale mit Ringer- oder Ringereiweisslösung zerlegt, so dass die Zellmasse sich gleichmässig flach als dünne Lage am Boden ausbreitet, so finden sich nach mehreren Stunden überall einzelne, mit blossem Auge deutlich erkennbare Zellenkugeln, die sich aus der ringsum diffus ausgebreiteten Zellenschicht scharf abgrenzen; das hier entstehende Bild ist nicht unähnlich der Fig. 13b; wie dort die zwei abgeschnürten, wohlbegrenzten Plasmakugeln sich aus dem Detritus der übrigen zerfallenen Plasmamasse heraus-

heben, so liegen hier die neugebildeten geschlossenen Zellenkugeln in der lockeren, zusammenhanglosen Masse der anderen am Boden ausgestreuten Zellen. Diese neuen Zellenhaufen sind nicht von vornherein kuglig, sondern sie bilden sich zunächst als sehr wechselnd gestaltete Zellgruppierungen; am häufigsten zeigen sie im Anfang Sternform, indem sie aus lauter langgestreckten, nach einem Mittelpunkt hingewandten Zellen bestehen [1]).

Wenn sich diese unregelmässigen Zellhaufen allmählich fester und schliesslich zur Kugel zusammenschliessen, sieht man fast regelmässig ein merkwürdiges Phänomen, ein Beispiel der oben erwähnten Abgrenzungstendenz. Es treten nämlich vereinzelte Zellen aus dem Verbande wieder aus und bleiben kuglig abgerundet an dessen Oberfläche liegen, so dass viele der Zellenkugeln im weiteren Verlauf wie mit zahlreichen Perlen besetzt erscheinen. Ein solches „Hervorperlen abgestorbener Zellen" hat Rhumbler (02, Ztschr. f. a. Ph. I.) an absterbenden Amphibienembryonen gesehen und an Zellaggregaten von zerteilten Ranaembryonen (02, Arch. E.-M.). Auch Roux (94) bespricht die Ausscheidung von toten Zellen aus geschlossenen Gruppen.

Rhumbler gibt an, dass das Ausgepresstwerden abgestorbener Zellen „wohl allgemein gilt, sobald nicht eng anliegende Eihüllen den bedrängten Zelleichen den Austritt aus der Oberfläche des Embryos unmöglich machen". Bei weitem das häufigere ist aber nach unseren Erfahrungen, dass abgestorbene Zellen im Embryo verbleiben und in Spalten oder

1) Solche Anordnungen gleichen vollkommen den von His (99) in seinen Figg. 12 und 13 abgebildeten „Zellgruppen mit fingerförmigen Fortsätzen"; doch entstehen diese durch auswärts gerichtete, die oben erwähnten dagegen durch central gerichtete Bewegung; erst nach dem Zusammentreten der Zellen erfolgt in unserem Falle die charakteristische auch von His vorgehobene Verteilung des Protoplasma: das Körnerplasma dicht geschlossen nach der Mitte des Komplexes, das Hyaloplasma nach aussen gerichtet.

Höhlen desselben gelangen (s. später). Ja selbst wenn gar keine Hüllen vorhanden sind, die das Auspressen hindern könnten, wie an den erwähnten restituierten Zellenkugeln, können die abgestorbenen Zellen im Innern verbleiben. Das liess sich feststellen an fixierten, gefärbten und in Serienschnitte zerlegten Zellenkugeln. Fig. 15 zeigt einen Mittelschnitt durch eine solche; es ist die weitaus am häufigsten entstehende Form dieser Gebilde, eine von ganz flachen Zellen einschichtig zusammengesetzte, dünnwandige Hohlkugel; in ihrem Innern liegen zahlreiche abgestorbene Zellen mit zerfallenen Kernen, die Wandzellen enthalten nur normale Kerne, darunter mehrere Kernteilungsfiguren. Auch eine solide, durch Wiedervereinigung entstandene Zellkugel, die dadurch vor allen anderen sich auszeichnete, dass sie am zweiten Tage eine urmundähnliche tiefe Einstülpung bekam, war in den Randschichten aus gesunden Zellen zusammengesetzt und enthielt central viele degenerierende Zellen. Also es ist weniger die Ausstossung abgestorbener Zellen, als ihre Abgrenzung von den gesunden Verbänden, welche als allgemeine Eigenschaft ihr Verhalten kennzeichnet, — auch im normalen Organismus, wie im Kapitel über Degenerationen ausführlich zu erörtern sein wird.

Das Hauptinteresse der letzterwähnten Vorgänge liegt sicher nicht in den angegebenen Tatsachen über absterbende Zellen, sondern in ihrer Bedeutung als regeneratorischer Erscheinungen. Doch diese näher auszuführen, fehlt es mir einmal noch an Beobachtungsmaterial, andererseits liegt das auch fern von dem Ziel dieser Abhandlung.

5. Amöboide Beweglichkeit und Cytotropismus.

Ich habe die letztbesprochenen Vorgänge vor allem deswegen hier erwähnt, weil sie von höchster Bedeutung sind für die Beurteilung der normalen Bewegungserscheinungen und dieselben in einem ganz besonderen Lichte erscheinen lassen.

Sie sind ohne Zweifel ein Ausdruck von koordinierten Zellbewegungen, ein Beispiel solcher Zellbewegungen, die einer Organisation dienen, mithin die erste Anwendung der aktiven Zellbewegungen als Entwickelungsfaktor.

Allerdings besteht hier für die Beurteilung eine grosse Schwierigkeit; denn es lässt sich zunächst gar keine sichtbare Beziehung finden zwischen den Protoplasmabewegungen der Einzelzellen, wie wir sie anfangs ausführlich besprochen haben, und den Gruppenbewegungen — das sind die erwähnten Restitutionsvorgänge sowie die anderen von Roux (94) beobachteten Erscheinungen des Cytotropismus; vielmehr scheinen die Einzel- und die Gruppenbewegungen geradezu unabhängig voneinander zu geschehen. Das liegt nun einerseits an der ganzen Erscheinungsweise der isolierten Zellbewegungen:

Es ist eine auffällige Tatsache, dass ausgiebige Protoplasmabewegung weitaus am häufigsten ohne einseitig gerichtete Ortsbewegung vor sich geht, dass zumeist periodische, stets sich gleichbleibende Bewegungen ausgeführt werden ohne irgend einen Erfolg, also ohne Annäherung an andere Zellen, ohne „Zellgleiten" etc. (Roux [96]), ohne Entlangkriechen an Wattefasern oder Zellkomplexen, auch wenn solche Möglichkeit direkt gegeben ist; die amöboiden Zellen berühren einander oder Wattefasern oder Dotter, fast stets ohne darauf zu reagieren, — es besteht ganz allgemein keine taktile Reizbarkeit der Protoplasmafortsätze.

Auf der anderen Seite aber bilden sich nach Roux' zahlreichen Beobachtungen und in den genannten Restitutionsvorgängen ganz regelmässig wohlgeordnete Zellgruppen durch Zusammentreten isoliert gelegener Zellen, ganz ohne dass man Protoplasmabewegungen wahrnehmen kann; die cytotropischen Vereinigungen bedürfen keineswegs der amöboiden Wanderung von seiten der aufeinander zustrebenden Zellen, gehen

vielmehr in der Mehrzahl der Fälle ohne gröbere Protoplasmabewegungen vor sich; und gerade stark bewegliche Zellen halten sich oft ausdrücklich den cytotropischen Neugruppierungen fern und führen für sich ihre Bewegungen aus.

Ist deswegen nun allein der Cytotropismus für die erwähnten regulatorischen und danach auch für die normalen Entwicklungsvorgänge als der fundamentale Grundfaktor anzusehen, und sind die amöboiden Zellbewegungen von ganz untergeordneter Bedeutung?

Kann aber der Cytotropismus überhaupt eine selbständige ordnende Wirksamkeit haben unabhängig von Plasmabewegungen?

Ich glaube, dass eben die letzte Frage zu verneinen ist. Sicher ist der Cytotropismus eine fundamentale Lebenseigenschaft der lebenden Embryonalzellen, die den Zellverbänden ihren Zusammenhalt sichert, die sie nach Trennung wieder zusammenführt, deren Verlust beim Zelltod das Auseinanderfallen und das Abstossen der kuglig abgerundeten toten Zellen bedingt. Sicher ist er auch eine elektive Eigenschaft — es ziehen sich nur bestimmte Zellen an und manche stärker, andere weniger, andere trotz sicherer Lebenstätigkeit gar nicht[1]). Aber hiermit sind keineswegs alle Vorbedingungen für ein ordnendes Gestalten gegeben; wenn die Zellen zu Gruppen vereinigt sind oder im Organismus im Verbande geschlossen liegen, so ist die Rolle des Cytotropismus beendigt; was darüber hinausgeht, erfordert andere Faktoren der Gestaltung.

So ist das Entstehen von Hohlkugeln (nach Art der Fig. 15) aus den cytotropisch wieder vereinigten Zellaggregaten nur durch aktive Gestaltänderung und Bewegung der sie bildenden Zellen möglich, ja es muss sogar mit der Ausbildung der Höhle

---

Anm.: Für das Vorkommen eines negativen Cytotropismus, welches Roux annimmt, weiss ich keine Beobachtung geltend zu machen, mir ist dessen Existenz vielmehr sehr unwahrscheinlich.

in gewissem Grade dem Cytotropismus entgegengearbeitet werden. Auch eine gastrulaähnliche Einstülpung einer soliden Zellkugel, wie ich sie an einem wiedervereinigten Zellballen beobachtete, kann nur durch aktive Zellbewegungen entstehen.

Schliesslich sprechen noch einige Anzeichen dafür, dass bereits beim ersten Zusammentreten nicht nur eine Anziehungskraft die Vereinigung der Zellen bewirkt, sondern dass Plasmaumlagerungen dabei statthaben: die Zellen spitzen sich oft gegeneinander zu, sie strecken sich zuweilen beträchtlich in die Länge nach dem Vereinigungsmittelpunkt hingerichtet (Roux [94]). Aber ob hierbei die Plasmaumlagerungen Nebenerscheinung sind, oder ob sie ein mechanisches Moment bei der cytotropischen Vereinigung darstellen, ist zunächst nicht zu entscheiden. Die Beantwortung der aufgeworfenen Fragen scheitert vorläufig an unserer unvollständigen Kenntnis vom Wesen des Cytotropismus.

Auch Roux hat diese Schwierigkeit gewürdigt, doch hat er eine grosse Lücke der Erkenntnis gerade in der anderen Richtung empfunden, nämlich in der Frage nach dem Vorkommen der aktiven Zellbewegungen: „Es ist unbekannt", schreibt er, „ob resp. wieweit die starken Massenumlagerungen, durch welche sich die Gastrulation vollzieht — — ihren Ursachen nach hierher gehören (zu den typischen aktiven Zellbewegungen nämlich), wieweit sie dagegen auf ‚Massenkorrelationen', also auf passiven Verschiebungen von Material beruhen." Roux überspringt schliesslich das fehlende Verbindungsglied, indem er bei der Übertragung der verschiedenen Vorgänge des Cytotropismus, der Selbstordnungen und der Eigenbewegungen der Zellen auf die Ontogenese, die analysierende Bewertung jedes einzelnen unterlässt, vielmehr ganz allgemein alle „diese Vermögen" als „elementare, den einzelnen Zellen zukommende Funktionen" bezeichnet und ihnen

einen „typisch gestaltenden, die Zellen ordnenden und grössere Formen bildenden Anteil an der individuellen Entwicklung zukommen“ lässt. Abgesehen davon, dass eine Zerlegung der cytotaktischen und cytotropischen Vorgänge in viele Einzelvermögen vielleicht entbehrlich, wenn nicht ungerechtfertigt ist, lässt sich gegen diese allgemeine Fassung nichts einwenden. Doch ist damit für die Rollenverteilung im einzelnen nichts gewonnen; das entwickelungsgeschichtliche Problem bleibt unberührt.

Der Cytotropismus lässt sich, wie ich meine, überhaupt erst dann als formbildender Faktor beim ontogenetischen Geschehen einführen, wenn die aktiven Zellbewegungen, die Gestalt- und Lageveränderungen der Zellen für jeden einzelnen Punkt der Entwicklung festgestellt sind. Sie sind morphologisch fassbar infolge der typischen Formen und Protoplasmaanordnungen, welche sie begleiten.

Es wird die Aufgabe des II. Teiles sein, in Schnittserien durch Vergleich mit den bisher gefundenen lebenden Bewegungsformen die Bewegungen der Einzelzellen und Zellgruppen bei der Gastrulation von Triton zu bestimmen.

Literaturverzeichnis.

1. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
2. Brachet, A., Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures. Archives de Biologie. Tome XIX. 1902.
3. Driesch, H., Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
4. Götte, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
5. Gurwitsch, A., Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
6. — Zerstörbarkeit und Restitutionsfähigkeit des Protoplasma des Amphibieneies. Verh. d. anat. Ges. 1904.
7. Hammar, Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55. 1900.
8. Heidenhain, M., Die allgemeine Ableitung der Oberflächenkräfte und die Anwendung der Oberflächenspannung auf die Selbstordnung sich berührender Furchungszellen. Anat. Hefte Bd. 26. 1904.
9. Hertwig, O., Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
10. — Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. I. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.
11. — Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
12. His, W., Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1894.
13. — Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Mathemat.-Phys. Kl. Bd. 25. 1899.
14. Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1911.
15. Jensen, P., Die Protoplasmabewegung. Erg. d. Physiol. Bd. 1 H. 2. 1902.
16. Kopsch, Fr., Zellenbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern des Axolotl und vom braunen Grasfrosch. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1895.
17. — Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und Froschei. Verh. d. anat. Ges. Bd. 9. 1895.
18. Morgan, T. H., The relation between normal and abnormal development of the embryo of the frog: X. A re-examination of the early stages of normal development from the point of view of the results of abnormal development. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 19. 1905.

19. Nuel, J. P., Quelques phases du dévelopement du Petromyzon Planeri. Archives de Biologie. Tome 2. 1881.
20. Remak, R., Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1851.
21. Rhumbler, L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation etc. bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898.
22. — Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 14. 1902.
23. — Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 u. 2. 1902.
24. Roux, W., Über den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1894.
25. — Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
26. — Über die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1896.
27. Seemann, J., Über die Entwickelung des Blastoporus bei Alytes obstetricans. Anat. Hefte H. 100. 1907.
28. Vogt, W., Über rückschreitende Veränderungen von Kernen und Zellen junger Entwickelungsstadien von Triton cristatus. (Vorläufige Mitteilung.) Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. in Marburg Nr. 4. 12. V. 1909.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren wurden bei Untersuchung mit Leitzschen Systemen in Höhe des Objekttisches mit Abbeschem Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1a—e. Leitz 5, I. Grössere Dotterzelle einer Gastrula mit grossem Dotterpfropf in 0,65 % NaCl. Beobachtungsdauer 1/2 Stunde. Wechselndes Entstehen und Verschwinden kleiner hyaliner Fortsätze.

Fig. 2a—k. Leitz 5, III. Kleinere bewegliche Zelle einer Gastrula mit geschlossenem Urmund in 0,8 % NaCl. Beobachtungsdauer 20 Minuten. Bildung und Bewegungen grösserer hyaliner Säume und Fortsätze ohne Beteiligung des Körnerplasma.

Fig. 3a—f. Leitz 7a, I. Mittelgrosse Dotterzelle eines Embryo mit Medullarplatte, in seiner Hüllenflüssigkeit untersucht. Beobachtungsdauer 45 Minuten. Nachströmen des Zelleibs nach Bildung eines breiten hyalinen Fortsatzes.

Fig. 4a, b. Leitz 1/12 Immers., III. (auf 2/3 verkleinert.) Zellen einer Gastrula mit fast geschlossenem Urmund in 0,65 % NaCl. Wanderung der Zelle α unter Voranfliessen des hyalinen Saumes. Wellenbewegungen des hyalinen Saumes der Zelle β.

Fig. 5a—h. Leitz 7a, III. Einzelzelle aus einem Embryo mit Medullarplatte in 0,65 % NaCl, 16 Stunden nach seiner Zerlegung. Beobachtungsdauer ca. 40 Minuten. Periodische Bildung hyaliner Fortsätze mit nachträglichem Einströmen von Körnerplasma (Bezeichnung der Fortsätze s. im Text S. 27).

Fig. 6a—f. Leitz 1/12 Immers., I. Zellen aus einem Embryo mit Dotterpfropf, 10 Stunden nach Zerlegung, in 0,65 % NaCl. Beobachtungsdauer 15 Minuten. Biegebewegung des ganzen Zelleibs einer kleinsten Dotter- oder Mesodermzelle.

Fig. 7a—f. Leitz 5, I. Zellen einer Gastrula in 0,8 % NaCl, ursprünglich isoliert, nachträglich zu einem neuen Komplex zusammengetreten. Bildung, Bewegungen und Abschnürung eines komplizierten hyalinen Fortsatzes; nur wenige Körner sind aus dem Zelleib eingeströmt.

Fig. 8a—c. Leitz 7a, III. Kleine, sehr bewegliche (Mesoderm-?) Zelle eines Embryo mit Medullarplatte, 18 Stunden nach Zerlegung, in 0,65 % NaCl. Zurückziehen eines langen gemischten Fortsatzes in die Zelle durch Erweiterung der Ansatzstelle und einwärts gerichtete Plasmaströmung.

Fig. 9a—d. Leitz 5, I. Wiedervereinigte Gastrulazellen in 1% Ringerlösung. Beobachtungsdauer 10 Minuten. Wiederaufnahme eines langen hyalinen Fortsatzes in die Zelle durch Umbiegen und Anlegen desselben.

Fig. 10a—c. Leitz 5, I. Dotterpfropfstadium in 1% Ringer. Beobachtungsdauer $1^1/_4$ Stunden. Abschnürung eines lockeren Teiles von dem dichten feingekörnten Leib einer kleinen Dotterzelle.

Fig. 11a, b. Leitz 5, I. Urdarmzelle einer Gastrula mit grossem Dotterpfropf in 1% Ringer. Beobachtungsdauer 50 Minuten. Abschnürung des feingekörnten schmalen Endes in zwei kleinen Plasmakugeln.

Fig. 12a, b. Leitz 7a, I. Mittlere Dotterzelle einer Gastrula in 1% Ringer, 30 Stunden nach Zerlegung. Innere Abschnürung einer Kugel von Körnerplasma.

Fig. 13a, b. Leitz 5, I. Gastrulazellen in 0,65% NaCl. Zerfall einer Zellgruppe; Zerschnürung der einen Zelle in zwei im Detritus liegende Teilstücke.

Fig. 14a, b. Leitz 5, I. Zellen einer Gastrula mit geschlossenem Blastoporus in Ringer-Eiweiss (s. Text). Durch Auseinanderweichen der angedeuteten grösseren Zellkomplexe bedingte Zerteilung zweier Zellen unter Bestehenbleiben von Plasmabrücken; Abschnürung des Teiles α von dem rechtsgelegenen, noch lange nachher aktiv beweglichen Zelleib.

Fig. 15. Leitz 3, III. Mittelschnitt von 10 μ durch eine restituierte Zellkugel; Zerlegung der Gastrula mit halbmondförmigem Urmund im Ringereiweiss 3:1; 30 Stunden später Fixierung der neugebildeten Zellkugel in Sublimat-Chrom-Essigsäure, Färbung mit Boraxkarmin-Pikrinsäure. Einschichtige Hohlkugel von platten Zellen mit einer eingeschlossenen Gruppe von grösseren Dotterzellen und zahlreichen kleinen kugligen, degenerierten Zellen.

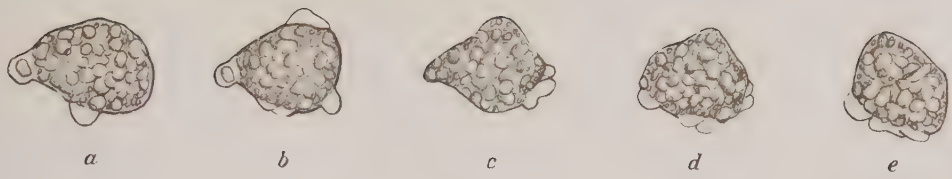

Fig. 1.

Fig. 2.

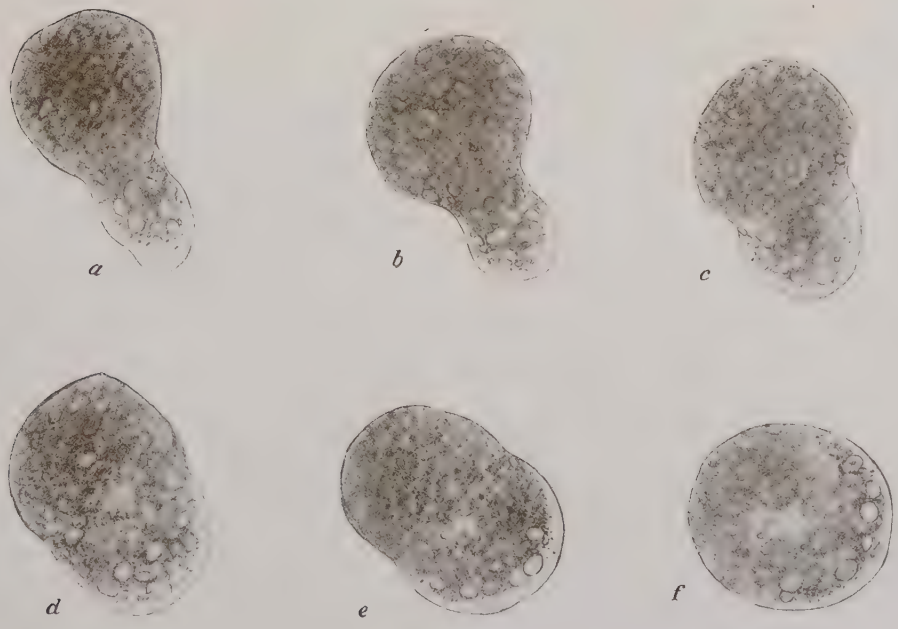

Fig. 3.

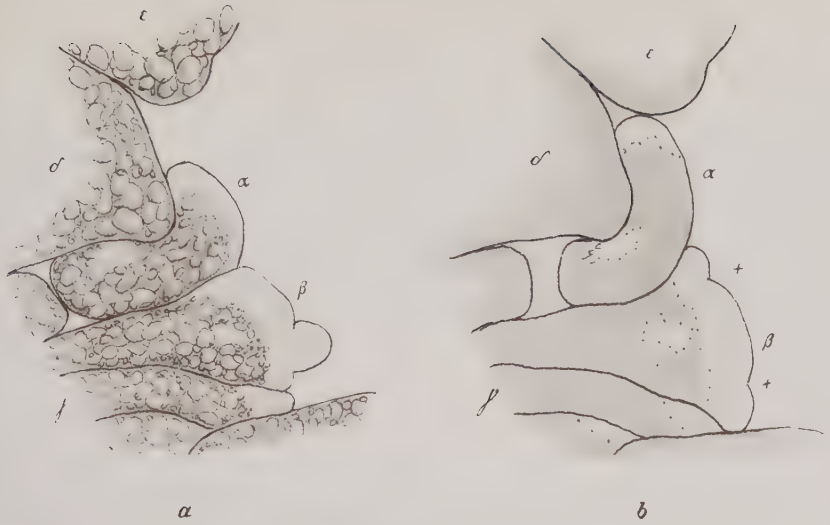

Fig. 4.

Fig. 5.

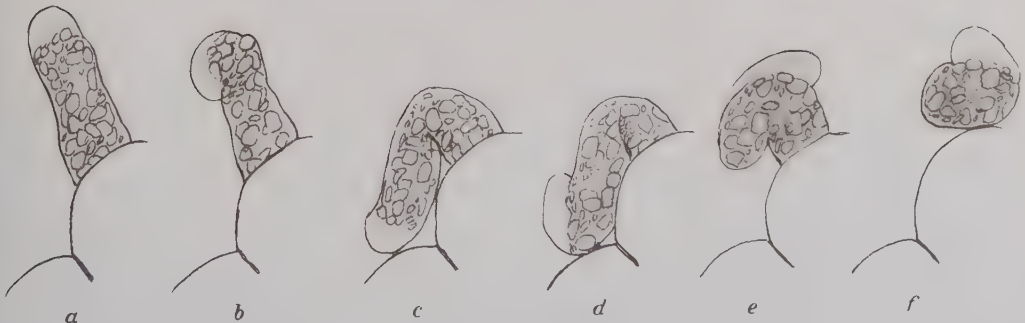

Fig 6.

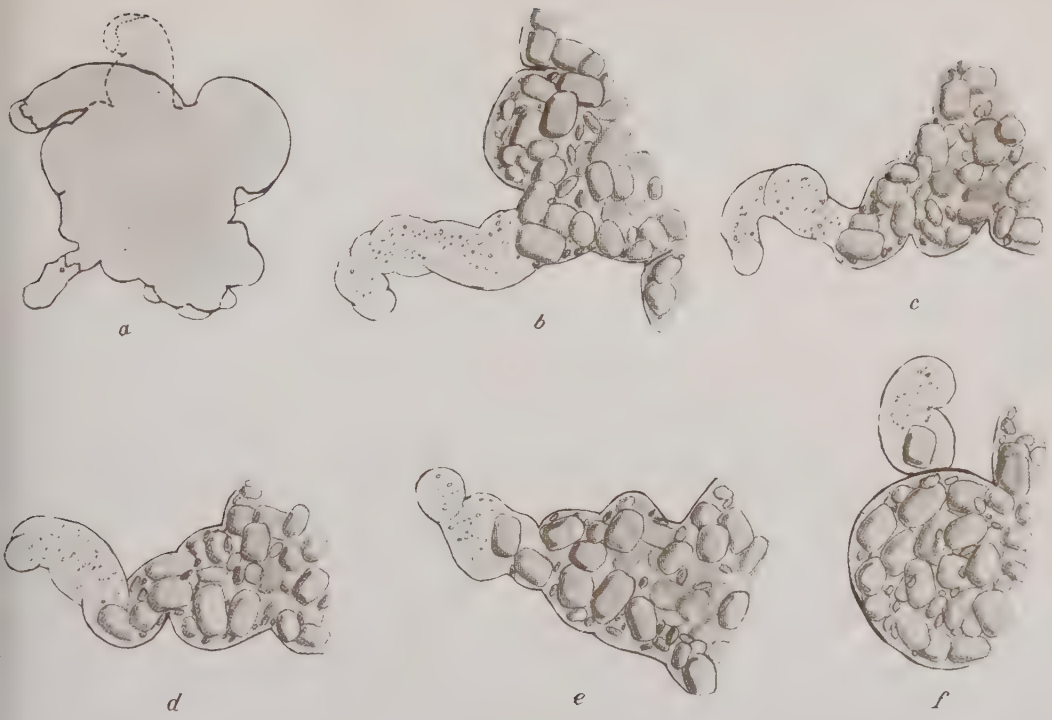

Fig. 7.

Fig. 8.

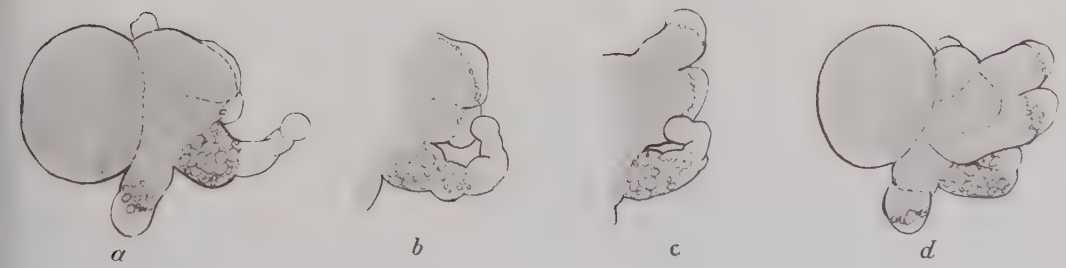

Fig. 9.

Fig. 10.

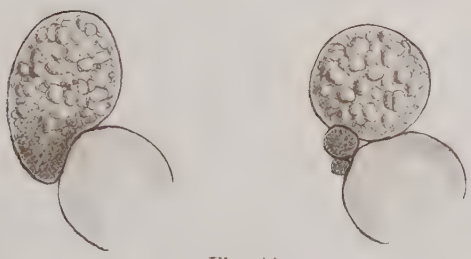

Fig. 11.

Fig. 13.

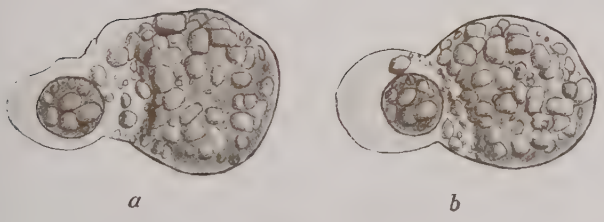

Fig. 12.

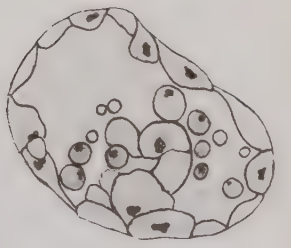

Fig. 15.

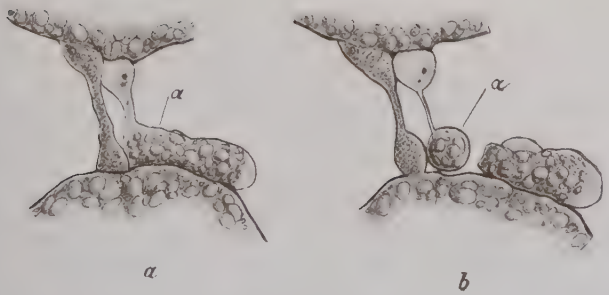

Fig. 14.

Lebenslauf.

Ich, Walther Vogt, wurde geboren am 24. Februar 1888 in Kiel als dritter Sohn des Universitätsprofessors Dr. Friedrich Vogt. Den Schulunterricht erhielt ich in Breslau an der Privatschule von Dr. Mittelhaus, am Johannes- und Friedrichsgymnasium, in Marburg am Gymnasium Philippinum; hier erlangte ich Ostern 1906 das Zeugnis der Reife. Ich studierte an den Universitäten Marburg und München; die ärztliche Vorprüfung bestand ich in Marburg am 15. Juli 1908, die ärztliche Prüfung ebendort am 26. April 1911. Als Medizinalpraktikant war ich beschäftigt an der II. inneren Abteilung des Krankenhauses Moabit in Berlin, an der chirurgischen Universitätsklinik in Marburg und am anatomischen Institut daselbst; hier war ich bereits im Winter 1908/09 als Hilfsassistent tätig und bin jetzt seit 1. Oktober 1912 Assistent an diesem Institut. Meiner aktiven Dienstpflicht mit der Waffe genügte ich im Winter 1909—10; seit dem 1. Juli diene ich als einjährig-freiwilliger Arzt im Kurhessischen Jägerbataillon Nr. 11 in Marburg.

Meine akademischen Lehrer waren folgende Professoren und Privatdozenten:

Disse, Furtwängler, Gasser, Jenner, Korschelt, Kutscher, Lipps, Lohmann, Meyer, Richarz, Schenk, Voll, Zincke, Zumstein;

Bach, Beneke, Bonhoff, Brauer, Friedrich, Gürber, Häcker, Hildebrand, Hübner, Jahrmärker, Krauss, Müller, Ostmann, Rieländer, Sauerbruch, Schöne, Stöckel, Tuczek, Zangemeister.